ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 89

10

ОКТЯБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2004

УДК 581.82

© А. Е. Васильев, Н. К. Котеева

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ПРОВОДЯЩЕЙ СИСТЕМЫ НЕКТАРНИКОВ И МЕЛКИХ ЖИЛОК ЛИСТЬЕВ. 1. «АПОПЛАЗМАТИЧЕСКИЕ» ВИДЫ

A. E. VASSILYEV, N. K. KOTEYEVA. COMPARATIVE ANALYSIS OF VASCULAR SYSTEM STRUCTURE IN NECTARIES AND MINOR LEAF VEINS. 1. «APOPLASMIC» SPECIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vas@kd1537.spb.edu

Поступила 25.12.2003
Окончательный вариант получен 19.05.2004

Проведен детальный сравнительный анализ состава и ультраструктуры клеток проводящей системы нектарников и мелких жилок листьев у 6 видов «апоплазматических» по загрузке ассимилятов растений. Установлено, что в жилках исследованных видов эндомембранная система в клетках флоэмной паренхимы более активна, чем в клетках-спутниках. У всех видов образуются хлоропласты с хорошо развитой тилакоидной системой. В нектарниках терминальные проводящие пучки состоят только из флоэмы. Паренхимная обкладка пучков не дифференцируется; элементы флоэмы, включая ситовидные трубки, контактируют с секреторной тканью. Протуберанцы оболочки, характерные для спутников и флоэмной паренхимы жилок *Cirsium arvense* и *Impatiens parviflora*, образуются в редуцированном виде только в базальной флоэме нектарников. В отличие от листа клетки-спутники терминальной флоэмы нектарников имеют такой же небольшой размер, как и ситовидные трубки. Число спутников по отношению к числу ситовидных элементов уменьшено. У всех видов с ситовидными трубками могут контактировать секреторные клетки с образованием плазмодесм между ними. У *Barbarea vulgaris*, *Alliaria petiolata* и *Rorippa sylvestris* флоэмная паренхима в терминальной флоэме не дифференцируется, и ситовидные трубки контактируют с секреторными клетками на большом протяжении. У *Cirsium arvense*, *Impatiens parviflora* и *Convolvulus arvensis* ультраструктурные различия между клетками-спутниками и клетками флоэмной паренхимы, характерные для листа, утрачиваются. Клетки пучковой паренхимы в терминальной флоэме нектарников имеют признаки ультраструктуры секреторных клеток этого же растения. Полученные данные свидетельствуют о том, что в терминальной флоэме нектарников клетки-спутники не играют существенной роли в активной секреции компонентов нектара в апоплазму; эта роль выполняется всеми секреторными клетками. Функции пучковой паренхимы состоят в симпласматическом транспорте ассимилятов из ситовидных трубок в секреторные клетки и участии в преобразовании флоэмного сока в нектар. Клетки базальной флоэмы, помимо участия в дальнем транспорте ассимилятов, служат для поглощения (возврата) в ситовидные трубки растекающегося по апоплазме нектара.

Ключевые слова: нектарники, проводящие пучки, флоэма, загрузка и разгрузка ассимилятов.

Основным источником растворенных в воде веществ нектара являются транспортируемые из листьев по ситовидным трубкам флоэмы фотоассимиляты, главным образом сахара (Ziegler, 1968; Lüttge, Schnepf, 1976), состав и концентрация которых характерным, таксоно-специфическим образом изменены секреторными клетками нектарника. Поэтому начальным этапом транспорта нектара является выход (разгрузка) ассимилятов из ситовидных трубок проводящих пучков. Многослойные нектарники у одних растений содержат полные проводящие пучки, у других пучки неполные (состоят только из флоэмы, наиболее частый случай), у третьих собственная проводящая система отсутствует (Frei, 1955; Карташова, 1965; Davis et al., 1986, 1988, и др.). В последнем, более редком, случае ассимиляты разгружаются из флоэмы ближайших к нектарнику проводящих пучков.

В настоящее время функциональная ультраструктура клеток проводящей системы является важной составной частью исследований механизмов транспорта веществ у растений (Gamalei et al., 2000; Knop et al., 2001, и др.). Наибольшая информация в этом плане получена для мелких жилок листьев — мест загрузки фотоассимилятов в ситовидные трубки флоэмы. Проведен сравнительный их анализ у большого числа видов (Гамалей, 1990; Turgeon et al., 2001, и др.), высказаны соображения о функциональной нагрузке паренхимных клеток жилок (Гамалей, 2000; Haritatos et al., 2000; Hoffmann-Thoma et al., 2001; Вилленбринк, 2002, и др.), обсуждается их эволюция (Гамалей, 1990, 2000; Васильев, 1997; Turgeon et al., 2001, и др.). При этом основное внимание придается клеткам-спутникам, через которые ассимиляты поступают в ситовидные трубки. Как было установлено для всех исследованных растений, спутники выделяются среди других клеток слабой вакуолизацией, темным цитозолем, высокой концентрацией свободных рибосом и митохондрий, имеющих очень сильно развитые кристы. Однако по частоте симплазматических (через плазмодесмы) связей спутников с соседними клетками имеются таксоноспецифические различия: у одних таксонов плазмодесм мало, у других — много.

Получены данные (Гамалей, 1990, 2000, 2002; Van Bel, 1993; Turgeon, 2000, и др.), что в соответствии с частотой плазмодесм существует 2 типа растений по способу загрузки флоэмы ассимилятами в мелких жилках листьев — «апоплазматические» (большинство видов) и «симплазматические». У первых основное количество ассимилятов поступает в клетки-спутники или ситовидные трубки из апоплазмы, у вторых — из симплазмы (по плазмодесмам). В соответствии с этим у апоплазматических растений клетки-спутники содержат мало функционирующих плазмодесм в стенках с соседними паренхимными клетками, но часто дифференцируются как передаточные клетки, образуя многочисленные протуберанцы оболочки, увеличивающие поверхность взаимодействия симплазмы и апоплазмы. Напротив, клетки-спутники симплазматических видов связаны между собой и клетками обкладки пучков огромным числом плазмодесм. Считается (Haritatos et al., 2000), что у апоплазматических растений ассимиляты выходят (пассивно просачиваются) из цитоплазмы клеток флоэмной паренхимы или паренхимной обкладки пучков в апоплазму и диффундируют по ней. Загрузка в ситовидные трубки происходит путем активного (против градиента концентрации), с затратой метаболической энергии, переноса ассимилятов из апоплазмы через плазмалемму клеток-спутников (Van Bel, Knoblauch, 2000) и/или самих трубок (Warmbrodt, VanDerWoude, 1990). Выход ассимилятов обратно в симплазму ограничивается очень малым числом функционирующих плазмодесм. Благодаря активному транспорту концентрация ассимилятов в ситовидных трубках оказывается наивысшей, что приводит к созданию в них гидростатического давления, необходимого для сплошного потока по ним раствора веществ.

У симплазматических растений основное количество ассимилятов поступает в ситовидные трубки из симплазмы пассивно. Как в трубках этих растений создается гидростатическое давление, пока точно не выяснено.

Значительно слабее изучена функциональная ультраструктура проводящей системы в зонах разгрузки — корнях, растущих и запасающих стеблях, развивающихся плодах и семенах. Так, данные по семенам получены пока только для немногих видов бобовых (Hardham, 1976; Thorne, 1981; Offler, Patrick, 1984, 1993) и злаков (Oparka, Gates, 1981). Еще меньше данных опубликовано по функциональной ультраструктуре разгрузочной флоэмы плодов (*Malus*: Zhang et al., 2001; *Lycopersicon*: Offler, Horder, 1992) и стеблей (*Phaseolus*: Hayes et al., 1985; *Solanum*: Oparka, 1986). Информация по функциональной ультраструктуре флоэмы корней имеется, в частности, для *Hordeum* (Warmbrodt, 1985) и *Cucurbita* (Warmbrodt, 1986). Полученные данные свидетельствуют о том, что клетки-спутники терминальной флоэмы не играют существенной роли в разгрузке ассимилятов из ситовидных трубок, какая характерна для них в их загрузке в листьях. В зонах разгрузки размер спутников уменьшается до размера ситовидных элементов (растущие семена некоторых бобовых: Thorne, 1981; Offler, Patrick, 1984) или спутники вообще не дифференцируются («наливающиеся» зерновки злаков: Patrick, Offler, 2001; терминальная флоэма стеблей и корней: Oparka, 1986; Patrick, 1997). В том случае, если спутники образуются, они, как и в листе, выделяются среди смежных клеток по высокой плотности цитозоля и обилию свободных рибосом; однако протуберанцы оболочки не формируются. Когда же спутники отсутствуют, ситовидные трубки связаны плазмодесмами не с ними, а с клетками основной ткани. Структурные данные (прежде всего, достаточно большая частота плазмодесм), а также результаты физиологических и биохимических исследований (Dejong et al., 1996) свидетельствуют о пассивной, по градиенту концентрации, разгрузке ассимилятов из ситовидных трубок в клетки-спутники (если они есть) или в паренхиму (если спутники не дифференцируются) и дальнейшей их диффузии по симплазме без выхода в апоплазму проводящей системы. В апоплазму клеток растущей семенной кожуры ассимиляты поступают путем облегченной диффузии (пассивно — у *Pisum sativum*: Van Dongen et al., 2003) или (у *Vicia faba* и *Phaseolus vulgaris*: Wang et al., 1995; Thomas et al., 2000) путем активного транспорта через плазмалемму специализированных паренхимных клеток — так называемых выпускающих клеток («release cells»), расположенных на удалении от проводящих пучков. По апоплазме ассимиляты переносятся к запасающим клеткам путем диффузии (Van Dongen et al., 2003).

В плодах *Malus* все ассимиляты должны выходить в апоплазму уже из комплексов ситовидные элементы—клетки-спутники, поскольку эти комплексы симплазматически изолированы от запасающей паренхимы яблока (Zhang et al., 2001). То же самое обнаружено и в молодых, импортирующих листьях *Zea mays* (Evert, Russin, 1993). В терминальной флоэме (протофлоэме) растущих стеблей *Phaseolus vulgaris* ассимиляты разгружаются в апоплазму меристематических клеток непосредственно из ситовидных элементов (Wood et al., 1998). Является ли процесс выхода ассимилятов из симплазмы активным или пассивным, пока не выяснено.

Следует сказать, что полученная небольшая сравнительно с загрузочной флоэмой информация по ультраструктуре разгрузочной флоэмы не сопоставлялась с имеющейся для мелких жилок этих же видов растений, в частности не был проведен сравнительный анализ частоты и структуры плазмодесм в клетках флоэмы зон разгрузки и загрузки.

Что касается нектарников, то специальные исследования ультраструктуры клеток их проводящей системы под углом зрения механизма транспорта практически отсутствуют. В светомикроскопических исследованиях нектарников (Frei, 1955; Карташова, 1965; Davis et al., 1986, и др.) авторы обычно лишь отмечают наличие в их терминальной флоэме (помимо ситовидных трубок) клеток-спутников, а иногда и флоэмной паренхимы без описания их структуры. В очень немногих из имеющихся работ по ультраструктуре нектарников приведены лишь отрывочные сведения об ультраструктурных характеристиках клеток-спутников их проводящих пучков (Figier, 1972; Durkee, 1983; Davis et al., 1988; Belmonte et al., 1994; Horner et al., 2003). Между тем познание функциональной ультраструктуры нектарниковой флоэмы представляет особый интерес, поскольку среди потребителей фотосинтатов нектарники выделяются тем, что в них разгрузка не сопровождается утилизацией этих веществ, как это имеет место в растущих и запасающих органах. Именно благодаря утилизации в ситовидных трубках создается градиент гидростатического давления, необходимый для возникновения в них сплошного потока раствора фотосинтатов (Вилленбринк, 2002).

Целью настоящей работы, представленной в виде 2 статей, было проведение сравнительного анализа состава и ультраструктуры клеток, симплазматических связей проводящей системы (в основном терминальной флоэмы) нектарников и мелких жилок листьев одних и тех же растений. Мы предполагали, что подобная работа внесет свой вклад в понимание механизмов транспорта и секреции нектара.

В 1-й статье приводится описание состава и ультраструктуры клеток мелких жилок листьев и нектарников растений, входящих в семейства с предполагаемой апоплазматической загрузкой флоэмы в листьях, во 2-й — в семейства с симплазматической загрузкой (Гамалей, 2000; Turgeon et al., 2001).

Материал и методика

Материалом настоящей статьи послужили мелкие жилки листьев и нектарники 6 видов растений: *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Impatiens parviflora* DC., *Barbarea vulgaris* R. Br., *Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande, *Rorippa sylvestris* (L.) Bess. и *Convolvulus arvensis* L. При этом у 5 видов изучали проводящую систему флоральных нектарников, у одного — *Impatiens parviflora* экстрафлоральных.

Раскрывшиеся цветки и закончившие рост листья собирали в полдень в парке Ботанического института Санкт-Петербурга. Фиксацию проводили 5—6 ч при комнатной температуре в 2.5%-м растворе глутаральдегида и 2%-м растворе параформальдегида на фосфатном буфере (pH 7.4); постфиксацию — в 2%-м растворе четырехокиси осмия на фосфатном буфере (pH 8.0) 10—12 ч. Фиксированный материал обезвоживали в серии спирта и ацетона и заливали в смесь эпоксидных смол аралдита и эпона. Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца в течение 5—10 мин. Срезы изучали и фотографировали в трансмиссионном электронном микроскопе Хитачи-600.

Результаты

Cirsium arvense

Лист. Мелкие жилки отделены от мезофилла однослойной хлоренхимной обкладкой. Клетки обкладки очень сильно вакуолизированы и содержат мало отличимые от хлоропластов мезофилла пластиды. Жилки имеют упорядоченную структуру. Как видно на поперечном срезе, они состоят из 2—4 трахеальных элементов, 2 ситовидных трубок, 4—6 клеток спутников и 2—4 клеток флоэмной паренхимы. Все паренхимные клетки жилок содержат митохондрии с плотно расположенными длинными кристами, неактивный аппарат Гольджи и хлоропласты с хорошо развитой тилакоидной системой, включающей довольно крупные граны. Все они дифференцированы как передаточные (с протуберанцами оболочки) клетки. При этом в клетках-спутниках протуберанцы более развиты и образуются на всех стенках, тогда как в клетках флоэмной паренхимы они наблюдаются преимущественно в стенке, общей с ситовидным элементом (табл. I, *а*), и не на срезе всех клеток. Клетки-спутники почти не вакуолизированы и основной их объем занят митохондриями. Цитозоль очень плотный, свободные рибосомы густо расположены. Эндоплазматический ретикулум почти не развит. Клетки флоэмной паренхимы отличаются от спутников большей вакуолизацией (имеют довольно много мелких вакуолей), меньшей насыщенностью митохондриями, наличием редких пероксисом, одиночных коротких цистерн гранулярного и трубочек агранулярного ретикулума, светлого цитозоля. Ситовидные трубки (в числе 2—3) имеют значительно меньший диаметр, чем клетки паренхимы жилки (табл. I, *а*). Плазмодесмы между клетками паренхимы жилки и клетками обкладки встречаются очень редко.

Флоральный нектарник. Проводящая система состоит из полных базальных пучков и ответвляющихся от них тяжей терминальной флоэмы, пронизывающих секреторную ткань и не доходящих 3—4 клеток до эпидермы. Базальные пучки, также окруженные секреторной тканью, включают в себя 1—2 спиральных трахеальных элемента, 2—4 ситовидные трубки, 2—5 клеток спутников и 4—5 клеток флоэмной паренхимы. Как и в листе, оба типа клеток пучковой паренхимы крупнее по диаметру, чем ситовидные трубки. Как и в листе, клетки-спутники содержат более темный цитозоль, чем клетки флоэмной паренхимы. Однако в нектарнике оба типа клеток паренхимы базальных пучков часто содержат центральную вакуоль. В отличие от аналогичных клеток листа для нектарников характерны не крупные хлоропласты, а бескрахмальные лейкопласты, сходные с лейкопластами секреторных клеток, но более мелкие (обычно не намного крупнее митохондрий). Подобно секреторным клеткам, оба типа клеток содержат трубочки агранулярного эндоплазматического ретикулума, не характерные для аналогичных клеток листа.

Протуберанцы оболочки встречаются, однако, только у небольшой части клеток и они редкие и короткие (рудиментарные). При этом в спутниках они могут развиваться на всех стенках или (чаще) только на стенке, противоположной общей стенке с ситовидным элементом (табл. I, *б*).

Тяжи терминальной флоэмы (табл. II) содержат 1—3 ситовидные трубки, образованные короткими ситовидными элементами. Клетки-спутники и клетки флоэмной паренхимы, окружающие эти элементы, близки к ним по диаметру и длине. Иногда ситовидная трубка имеет общую стенку с секреторной клеткой. Число спутников приблизительно равно числу ситовидных элементов, а число клеток флоэмной паренхимы в 2 раза меньше. Спутники отличаются от клеток флоэмной паренхимы лишь по расположению относительно ситовидных элементов. В обоих типах клеток протуберанцы оболочки отсутствуют. От секреторной ткани пучковая паренхима отличается по заметно меньшему размеру клеток, большей вакуолизации, иной структуре лейкопластов, лопастным ядрам. Лейкопласты в ней более мелкие и редкие, содержат клубок рыхло расположенных неправильных трубочек, заполненных осмиофильным материалом (табл. III, *а*). Тогда как в пластидах секреторных клеток образуется регулярная сеть трубочек, распределенных равномерно по всей строме и обычно не заключающих в себе осмиофильный материал (табл. III, *б*). По другим ультраструктурным признакам пучковая и секреторная паренхимы близки друг к другу: довольно плотный цитозоль, густо расположенные рибосомы, трубчатый агранулярный ретикулум, малоактивный аппарат Гольджи, частые митохондрии с многочисленными кристами. Плазмодесмы встречаются редко, однако они связывают между собой не только однотипные клетки, но и разнотипные, в частности ситовидные трубки со спутниками, клетками флоэмной паренхимы и даже с секреторными клетками.

Лист. Мелкие жилки окружены однослойной хлорофиллоносной паренхимной обкладкой. В ней хлоропласты, имеющие такие же размеры и структуру, как и пластиды мезофилла, содержат крупные крахмальные зерна и располагаются центростремительно по отношению к жилке. Ксилема жилок состоит из 2—4 трахеальных элементов, под которыми располагаются 2—4 клетки ксилемной паренхимы. Флоэмная часть жилки включает 2—5 (на поперечном срезе) ситовидных элементов, 2—6 клеток спутников и 2—7 клеток флоэмной паренхимы. Паренхимные элементы жилки относятся к передаточным клеткам, при этом в клетках флоэмной паренхимы протуберанцы оболочки образуются в основном у стенки, общей с ситовидной трубкой, и глубоко вдаются в полость клетки, тогда как в спутниках они встречаются на всех стенках, но не такие длинные. В клетках ксилемной паренхимы редкие короткие протуберанцы образуются на стенке, общей с трахеальным элементом. Между обоими типами клеток паренхимы флоэмы, с одной стороны, и клетками обкладки, с другой, наблюдаются редкие плазмодесмы.

Клетки-спутники значительно крупнее ситовидных элементов. Они обычно слабо вакуолизированы, содержат несколько мелких вакуолей. Пластиды — крупные (лишь немногим мельче мезофилльных) эллипсоидальные хлоропласты, занимающие существенный объем в клетке. Тилакоидная система пластид хорошо развита, включает многочисленные крупные граны. В отличие от хлоропластов мезофилла крахмальные зерна обычно отсутствуют или они очень мелкие. В темном цитозоле можно видеть довольно часто расположенные полисомы. Спутники насыщены митохондриями с длинными значительно более часто расположенными, чем в мезофилле, узкими кристами. Эндоплазматический ретикулум имеет вид единичных коротких гранулярных цистерн. Аппарат Гольджи неактивный.

Клетки флоэмной паренхимы также крупнее трубок, содержат несколько мелких вакуолей, часть которых со следами локального автолиза цитоплазмы. В структуре пластид разницы со спутниками нет. Отличия от спутников (помимо разного распределения протуберанцев оболочки) состоят в том, что цитозоль в них светлый, свободных рибосом и митохондрий меньше, эндоплазматический ретикулум (в виде коротких гранулярных цистерн) развит сильнее, аппарат Гольджи более активный.

Нектарник. Из листа в нектарник, имеющий более или менее цилиндрическую форму, входит полный проводящий пучок, состоящий из 1—2 трахеальных элементов и нескольких небольших групп ситовидных трубок, окруженных клетками-спутниками и флоэмной паренхимой. Как и в листе, оба типа клеток крупнее ситовидных трубок и содержат хлоропласты такой же структуры. Протуберанцы оболочки образуются у обоих типов клеток пучковой паренхимы, однако они редкие и короткие. Клетки-спутники четко отличаются от клеток флоэмной паренхимы: первые значительно слабее вакуолизированы, содержат плотный цитозоль с многочисленными рибосомами, во вторых цитозоль прозрачный, рибосомы более редкие. Но в обоих типах клеток содержатся хлоропласты, близкие по ультраструктуре к хлоропластам клеток терминальной флоэмы листьев.

Протуберанцы оболочки исчезают из клеток пучка, еще не доходя до 1/3 длины нектарника. Затем (еще на уровне выполняющей ткани) исчезает и ксилема; пучок расчленяется на 2—3 флоэмных тяжа, которые проникают в секреторную ткань, находящуюся в верхушке нектарника. Каждый тяж состоит из 1 (2) ситовидных трубок, окруженных 2—3 клетками спутниками и 3—5 клетками флоэмной паренхимы (табл. III, *в*). Иногда с ситовидной трубкой контактирует клетка секреторной или выполняющей ткани. Спутники имеют такой же небольшой диаметр, как и ситовидные трубки, или даже меньший (табл. III, *в*). Клетки флоэмной паренхимы несколько крупнее. Оба типа клеток часто содержат крупную вакуоль. По ультраструктуре содержимого они сходны друг с другом и секреторными клетками: отсутствие протуберанцев оболочки, наличие довольно многочисленных митохондрий с хорошо развитыми кристами, редких цистерн гранулярного ретикулума и ЭР-телец, светлого цитозоля с полисомами умеренной частоты распределения, неактивного аппарата Гольджи, хлоропластов со слабее развитой тилакоидной системой, чем в спутниках флоэмы листа. У части спутников цитозоль плотный, рибосомы многочисленные.

Ситовидные трубки связаны плазмодесмами (первичными) не только со спутниками, но и (вторичными) — с клетками флоэмной паренхимы, а также с секреторными клетками. С клетками секреторной ткани или выполняющей паренхимы клетки пучковой паренхимы связаны редкими и небольшими группами не ветвистых плазмодесм.

Barbarea vulgaris, Alliaria petiolata, Rorippa sylvestris

Лист. Исследованные виды крестоцветных имеют сходную структуру мелких жилок и проводящей системы нектарников. Для клеток хлоренхимной обкладки характерно центробежное по отношению к жилке распределение хлоропластов. Жилки состоят из 1—3 трахеальных элементов, 2—3 ситовидных трубок, 4—9 клеток-спутников обычного типа и 4—5 клеток флоэмной паренхимы, часть которых контактирует одновременно со спутниками и сосудами. Оба типа клеток пучковой паренхимы содержат мелкие обычно бескрахмальные хлоропласты с хорошо развитой системой гран, пероксисомы, контактирующие с хлоропластами, частые митохондрии с многочисленными короткими кристами, одиночные короткие цистерны гранулярного ретикулума. ЭР-тельца, описанные для клеток других органов представителей сем. *Brassicaceae* (Matsushima et al., 2003), отсутствуют. Характерные особенности клеток-спутников — наличие симпласматических связей с ситовидными трубками, очень слабая вакуолизация, многочисленные митохондрии с длинными частыми кристами, темный цитозоль и очень часто расположенные рибосомы, малоактивный аппарат Гольджи. На срезах спутников некоторых жилок встречаются небольшие протуберанцы оболочки. Для клеток флоэмной паренхимы характерны светлый цитозоль и часто конденсированные митохондрии, умеренно активный аппарат Гольджи, редкие липидные капли. Плазмодесмы между клетками пучковой паренхимы и между ними и клетками обкладки одиночные, редкие.

Нектарник. В основании нектарников образуются полные проводящие пучки, контактирующие с секреторными клетками. Флоэмная часть пучков состоит из ситовидных трубок, клеток-спутников и флоэмной паренхимы (четко различимых друг от друга). Спутники по диаметру лишь ненамного превышают ситовидные элементы, паренхима более крупноклеточная. Характерные особенности ультраструктуры спутников в базальной флоэме — такой же темный цитозоль, как и в спутниках листа, очень частые свободные рибосомы, слабая вакуолизация, плотно расположенные митохондрии с длинными узкими и густыми кристами, короткие цистерны гранулярного ретикулума, редкие диктиосомы, окруженные прозрачными пузырьками. Для клеток флоэмной паренхимы характерны светлый цитозоль, не такие частые свободные рибосомы и митохондрии с более короткими и редкими кристами, более сильно развитый гранулярный ретикулум, частые диктиосомы, довольно многочисленные белковые пузырьки, редкие ЭР-тельца.

Основной объем нектарников содержит небольшие группы (из 1—2—5) ситовидных трубок, окруженные в основном клетками, не отличимыми ни по размеру, ни по качественным и количественным признакам ультраструктуры от секреторных клеток, расположенных на удалении от этих узких флоэмных тяжей (табл. IV, *а*). Характерная особенность терминальной флоэмы нектарников изученных представителей крестоцветных — отсутствие в ней флоэмной паренхимы. Клетки-спутники образуются, но не у каждого ситовидного элемента. От секреторных клеток они отличаются значительно меньшим размером (по диаметру часто мельче ситовидных элементов) и довольно сильной вакуолизацией. По ультраструктуре же они идентичны: умеренно плотный цитозоль с многочисленными рибосомами, часто расположенные митохондрии с хорошо развитыми кристами, мелкие обычно бескрахмальные хлоропласты с небольшими гранами и ретикулярным футляром, малоактивный аппарат Гольджи, короткие редкие цистерны ГЭР, ЭР-тельца, единичные липидные капли. У *Alliaria petiolata* ретикулярные футляры вокруг хлоропластов не образуются.

Между ситовидными трубками и спутниками образуются мелкие межклетники. Плазмодесмы неветвистые, одиночные или в небольших (по 2—3) группах, встречаются редко. У *Rorippa sylvestris* плазмодесмы встречаются чаще и могут ветвиться. Особенность нектарников: с ситовидными трубками симпласматически связаны не только спутники, но и контактирующие с ними секреторные клетки (табл. IV, *б*, стрелка). При этом десмотрубочка плазмодесм непрерывно переходит в цистерну ретикулума ситовидных трубок.

Тяжи терминальной флоэмы пронизывают секреторную ткань, не доходя 2—3 клеток до эпидермы нектарника. Частота их встречаемости даже выше, чем частота мелких жилок в листе. Большая плотность распределения ситовидных трубок может иметь значение для обеспечения импорта фотосинтатов в нектарник.

Convolvulus arvensis

Лист. Клетки обкладки мелких жилок содержат мало отличимые от хлоропластов мезофилла пластиды, равномерно распределенные по всей клеточной поверхности. Мелкие жилки состоят из 8—20 плотно сомкнутых (без межклетников) клеток: 1—5 трахеальных элементов, 1—2 клеток ксилемной паренхимы, 1—4 ситовидных трубок, 3—6 клеток спутников и 2—3 клеток флоэмной паренхимы. Клетки пучковой паренхимы по диаметру крупнее ситовидных трубок, но в несколько раз мельче клеток обкладки. Протуберанцев оболочки не образуется. Клетки-спутники богаты цитоплазмой, содержат 1 крупную или несколько мелких вакуолей, многочисленные митохондрии с длинными густыми узкими кристами, 1—3 (на срезе) довольно крупных (во всю клетку по диаметру) хлоропластов, в момент фиксации (полдень) лишенных крахмальных зерен (в хлоропластах мезофилла и обкладки в это время видны 1—2 очень мелких зерна). Тилакоидная система хлоропластов спутников включает граны из 5—7 тилакоидов (в мезофилле из 20—30). В электронно-плотном цитозоле видны густо расположенные свободные рибосомы. Редкие пероксисомы контактируют с хлоропластами. Цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, диктиосомы и пузырьки Гольджи также редки. Клетки флоэмной паренхимы содержат хлоропласты такой же структуры, как и спутники. Отличия состоят в том, что клетки флоэмной паренхимы более вакуолизированы (часто содержат центральную вакуоль), цитозоль в них прозрачный, частота рибосом и митохондрий небольшая (однако степень развития митохондриальных мембран такая же высокая). Гранулярный эндоплазматический ретикулум несколько более развит. Аппарат Гольджи в некоторых клетках флоэмной паренхимы более активен: диктиосомы продуцируют довольно много окаймленных пузырьков.

Плазмодесмы между паренхимными клетками жилки и между ними и обкладкой встречаются сравнительно редко (1.6—2.4 на 1 мкм^2). Они могут быть как одиночными, так и собранными в группы, простыми или ветвистыми.

Нектарник. От крупных полных проводящих пучков завязи, содержащих дифференцированные клетки-спутники и флоэмную паренхиму, на середине высоты нектарника в секреторную ткань отчленяется только флоэма в виде крупных пучков. Преобладающим элементом в них является пронизанная системой мелких межклетников флоэмная паренхима, число клеток которой на срезе в зоне вхождения в секреторную ткань достигает нескольких десятков, а размер ненамного превосходит размер ситовидных трубок. Протуберанцы оболочки не образуются. В паренхиме находятся 2—4 группы из 1—3 ситовидных трубок каждая. Крупные пучки ветвятся, образуя, как и в листе, сеть разных порядков ветвления. Пучки всех порядков непосредственно контактируют с секреторными клетками. Клетки флоэмной паренхимы почти не вакуолизированы, содержат довольно плотный цитозоль с обильными свободными рибосомами, многочисленные митохондрии, насыщенные кристами, редкие цистерны гранулярного ретикулума и неактивный аппарат Гольджи. Пластиды представлены не хлоропластами, как в листе, а довольно мелкими лейкопластами почти без мембран, но с довольно многочисленными пластоглобулами. Клетки-спутники выделяются среди клеток флоэмной паренхимы лишь по более высокой плотности цитозоля.

В терминальных участках флоэмных пучков число клеток флоэмной паренхимы уменьшается. Каждый терминальный тяж содержит 1—2 ситовидные трубки из коротких элементов, 2—3 клетки-спутника и 5—8 клеток флоэмной паренхимы. В некоторых местах ситовидные трубки контактируют с секреторными клетками. Спутники имеют такой же небольшой размер, как и ситовидные трубки; клетки флоэмной паренхимы несколько крупнее них, но мельче секреторных клеток. По ультраструктуре клетки флоэмной паренхимы терминальных тяжей аналогичны таковым крупных пучков, весьма близки они и к секреторным клеткам. Клетки-спутники чаще всего идентифицируются лишь по их положению по отношению к ситовидным трубкам, реже от клеток флоэмной паренхимы они отличаются еще и более плотным цитозолем.

Плазмодесмы между клетками проводящих пучков и между ними и секреторными клетками неветвистые, одиночные или собранные в группы по 2—3. Частота их небольшая (0.2—0.4 на 1 мкм^2). Ситовидные элементы могут содержать поро-плазмодесменные комплексы не только со спутниками, но и с флоэмной паренхимой и с секреторными клетками.

Обсуждение

В листьях исследованных видов, как и в листьях других растений, мелкие жилки отделены от мезофилла однослойной хлоренхимной обкладкой из очень сильно вакуолизированных клеток. В самих мелких жилках исследованных видов и клетки являются самыми мелкими, а среди этих клеток, как и у других растений

(Гамалей, 1990; Warmbrodt, VanDerWoude, 1990; Van Bel, Knoblauch, 2000), наименьший размер имеют ситовидные элементы. Межклетники между клетками жилки и между ними и клетками обкладки отсутствуют. Как видно на поперечных срезах, в мелких жилках листьев число клеток-спутников в типичном случае в 1.5—3 раза превышает число ситовидных элементов, а число клеток флоэмной паренхимы несколько меньше числа спутников. Более крупные размеры и заметное превышение числа спутников над числом ситовидных элементов объясняют центральной ролью первых в загрузке ассимилятами вторых.

Специфическими особенностями ультраструктуры клеток-спутников в мелких жилках листьев исследованных растений являются их высокая насыщенность митохондриями и более сильное по сравнению с клетками мезофилла развитие в них крист, что связано с высокими энергетическими затратами спутников на активный транспорт ассимилятов. Клетки флоэмной паренхимы содержат меньше митохондрий, но строение их такое же.

Другие специфические признаки структуры цитоплазмы клеток-спутников в мелких жилках листьев — большая часть свободных рибосом и очень высокая плотность цитозоля, объясняемая высоким содержанием в нем белков. Функциональная их интерпретация пока отсутствует, они могут быть связаны с синтезом специфических ферментов и других белков, поступающих в ситовидные трубки. Структура эндомембранной системы клеток-спутников терминальной флоэмы листьев у исследованных видов свидетельствует о низкой ее активности. В то же время клетки флоэмной паренхимы характеризуются повышенной ее активностью.

У *Cirsium arvense* и *Impatiens parviflora*, как и у многих других растений с апопласматической загрузкой флоэмы ассимилятами (Гамалей, 2000; Turgeon et al., 2001, и др.), паренхимные элементы жилки относятся к передаточным клеткам, так как образуют протуберанцы оболочки, вдающиеся в клеточную полость. При этом в клетках-спутниках протуберанцы более сильно развиты и образуются на всех стенках (тип А, по Gunning, Pate, 1969), тогда как в клетках флоэмной паренхимы они наблюдаются преимущественно в стенке, общей с ситовидным элементом (тип Б), и не на всех срезах клеток. Протуберанцы выстланы плазмалеммой, благодаря чему ее поверхность в передаточных клетках значительно увеличена. Поэтому они рассматриваются как структуры, содействующие интенсивному трансмембранному переносу растворенных веществ (Offler et al., 2003).

Общая черта клеток-спутников и клеток флоэмной паренхимы мелких жилок листьев исследованных растений — наличие хлоропластов с хорошо развитой (лишь немногим слабее, чем в мезофилле) тилакоидной системой. Такие хлоропласты — характерная черта клеток мелких жилок и других представителей апопласматических по загрузке растений — *Moricandia arvensis* (Beebe, Evert, 1992), *Spinacia oleracea* (Warmbrodt, VanDerWoude, 1990), *Sonchus oleraceus* (Fisher, 1991), *Arabidopsis thaliana* (Haritatos et al., 2000). Как и в клетках мезофилла, с хлоропластами в клетках пучковой паренхимы контактируют пероксисомы. По мнению Ю. В. Гамалея (1990), хлоропласты жилок апопласматических растений участвуют в фотосинтезе листа. Продукты фотосинтеза могут служить дополнительным источником энергии, необходимым у этих растений для активного транспорта ассимилятов, концентрация которых в их ситовидных трубках выше, чем у симпласматических растений (Вилленбринк, 2002).

В мелких жилках листьев исследованных видов плазмодесмы между клетками-спутниками и клетками флоэмной паренхимы, а также между ними и клетками хлоренхимной обкладки обычно одиночные, встречаются редко, что характерно и для других видов с апопласматической загрузкой флоэмы.

Для мелких жилок апопластических видов с пучковой паренхимой в виде передаточных клеток предложен следующий путь загрузки флоэмы ассимилятами (Haritatos et al., 2000). Из клеток обкладки ассимиляты или диффундируют через плазмалемму в апопласт, или по симпласту поступают во флоэмную паренхиму, откуда в основном через плазмалемму протуберанцев оболочки Б-типа ассимиляты пассивно просачиваются в апопласт. Из апопласта через плазмалемму протуберанцев оболочки А-типа спутники поглощают их путем активного транспорта и переносят в ситовидные трубки. Конкретная роль флоэмной паренхимы в загрузке флоэмы в мелких жилках с гладкими стенками менее ясна.

В нектарниках исследованных растений элементы проводящей системы непосредственно контактируют с секреторными клетками, так как паренхимная обкладка пучков не дифференцируется. Проводящие пучки содержат мелкие межклетники, которые образуются даже между ситовидными элементами и клетками-спутниками. В отличие от листьев, в которых терминальная флоэма всегда входит в состав полных проводящих пучков — мелких жилок, в нектарниках терминальная флоэма не ассоциирована с ксилемой. И в других местах разгрузки, таких как растущие семена, в терминальных частях проводящих пучков ксилема также может не дифференцироваться (Hardham, 1976).

По структуре терминальная флоэма нектарников, как установлено в настоящей работе, существенно отличается от терминальной флоэмы листьев тех же растений, причем наиболее сильно у исследованных крестоцветных (*Barbarea vulgaris, Alliaria petiolata* и *Rorippa sylvestris*) и *Cirsium arvense*. Хотя в нектарниках отношение числа клеток-спутников к числу ситовидных элементов у *Impatiens parviflora* и *Convolvulus arvensis* приблизительно такое же (1.5—2), как и в листьях, у *Cirsium arvense* оно снижается до 1, у 3 исследованных видов сем. *Brassicaceae* спутники образуются не у каждого ситовидного элемента. Число клеток флоэмной паренхимы у *Impatiens parviflora* и *Convolvulus arvensis* в 1.5 раза превышает число клеток спутников, у *Cirsium arvense*, наоборот, спутников в 2 раза больше, тогда как у представителей сем. *Brassicaceae* флоэмная паренхима в терминальной флоэме вообще не образуется. У всех исследованных видов размер клеток-спутников в нектарниках уменьшен до размера ситовидных трубок, при этом спутники (за исключением *Convolvulus arvensis*) часто сильно вакуолизированы. Считающиеся (Васильев, 1977) мелкими секреторные клетки имеют более крупный размер, чем клетки пучков. Н. Н. Карташова (1965) отмечает, что в нектарниках исследованных ею большого числа растений спутники по диаметру обычно мельче, чем ситовидные трубки.

По нашим данным, у *Cirsium arvense* и крестоцветных число спутников относительно числа ситовидных трубок, а у первого вида и число клеток флоэмной паренхимы также уменьшено. У крестоцветных флоэмная паренхима в терминалях нектарников вообще отсутствует, поэтому ситовидные трубки контактируют в основном с секреторными клетками. Однако у *Impatiens parviflora* и *Convolvulus arvensis* состав и соотношение клеточных компонентов во флоэмных терминалях нектарников близки к таковым мелких жилок листьев, за исключением того, что терминали нектарников у первого вида часто содержат всего 1 (а на 2—5, как в листе) ситовидную трубку.

Протуберанцы оболочки, характерные для клеток пучковой паренхимы листа *Cirsium arvense* и *Impatiens parviflora*, в нектарных терминалях не образуются. Клетки-спутники с протуберанцами оболочки были описаны для проводящих пучков нектарников *Impatiens holstii* (Figier, 1972), *Vicia faba* (Davis et al., 1988) и *Eccremocarpus scaber* (Belmonte et al., 1994) — растений с апопластической загрузкой, имеющих мелкие жилки листьев с клетками-спутниками передаточного типа. Однако авторы не указывают, в какой конкретно флоэме нектарников — терминальной или базальной встречаются клетки с протуберанцами. По нашим данным, для 2 отмеченных выше видов растений, один из которых относится к тому же роду, что и в работе J. Figier (1972), они характерны только для базальной флоэмы. В клетках-спутниках терминальной флоэмы нектарников *Glycine max*, как показывает анализ снимков в статье H. Horner с соавт. (2003), протуберанцы отсутствуют, хотя они весьма развиты во флоэме листа этого растения (Гамалей, 1990).

Уменьшение размеров и (за исключением *Impatiens parviflora* и *Convolvulus arvensis*) числа клеток-спутников в терминальной флоэме нектарников по сравнению с мелкими жилками листьев, вакуолизация этих клеток (за исключением *Convolvulus arvensis*), неразвитие протуберанцев оболочки у *Cirsium arvense* и *Impatiens parviflora* указывают на значительное ослабление, если не полную утрату в нектарниках основной функции этих клеток в листьях — активного трансмембранного транспорта ассимилятов. Клетки-спутники, симплазматически связанные в терминальной флоэме нектарников с ситовидными трубками, осуществляют пассивный перенос из них в секреторные клетки компонентов флоэмного сока. В этом процессе участвуют также клетки флоэмной паренхимы и даже секреторные клетки, поскольку и они связаны плазмодесмами с ситовидными трубками. Как уже отмечалось, и в терминальной флоэме «наливающихся» семян бобовых клетки-спутники имеют такой же небольшой размер, как и ситовидные элементы, и лишены протуберанцев, характерных для спутников флоэмы листьев (Offler, Patrick, 1984). В других зонах разгрузки спутники вообще не образуются. Известно (Patrick, Offler, 2001; Ritchie et al., 2003), что в разгрузочной терминальной флоэме, как правило, активный транспорт не происходит, а наблюдается лишь пассивное, симплазматическое удаление из ситовидных трубок поступающих по ним ассимилятов. Таким образом, в разгрузочной флоэме спутники могут сохраняться, несмотря на утрату ими функции активного трансмембранного транспорта ассимилятов, которую они играют в зоне загрузки. Активный транспорт (поглощение ассимилятов) обнаружен только в растущих семенах и приурочен он к наружной эпидерме семядолей, в клетках которой и развиваются протуберанцы (Thompson et al., 2001). В нектарниках активный транспорт (секреция) осуществляется секреторными клетками (Васильев, 2003), но, как показывают данные настоящей работы, не клетками пучка.

Клетки-спутники флоэмы образуются в нектарниках всех исследованных растений. Однако в нектарниковой терминальной флоэме ультраструктурные различия между ними и клетками флоэмной паренхимы (если последняя вообще образуется), характерные для листа, как правило, утрачиваются. Лишь у *Impatiens parviflora* и *Convolvulus arvensis* клетки-спутники могут отличаться от остальных клеток терминальной флоэмы нектарника по более высокой электронной плотности цитозоля — одному из специфических признаков спутников мелких жилок листьев. В терминальной флоэме нектарников оба типа клеток пучковой паренхимы по обилию митохондрий и большой протяженности крист в них, довольно плотно расположенным свободным рибосомам, слабому развитию эндоплазматического ретикулума в гранулярной его форме (исключение *Cirsium arvense*), малоактивному аппарату Гольджи сходны как с клетками-спутниками мелких жилок, так и с секреторными клетками независимо от вида растения. Эти данные свидетельствуют о том, что в терминальной флоэме нектарников клетки флоэмной паренхимы функционируют аналогично клеткам спутникам.

Наряду с чертами сходства имеются и видовые различия в ультраструктуре терминальной флоэмы нектарников. Так, у большинства видов цитозоль пучковой паренхимы имеет такую же высокую электронную плотность, как и в секреторных клетках этих растений, лишь у *Impatiens parviflora* он прозрачный (как и в секреторных клетках). Для обоих типов клеток пучковой паренхимы нектарников *Cirsium arvense*, как и для секреторных клеток, характерно развитие трубчатого агранулярного ретикулума. Лишь в клетках флоэмы *Impatiens parviflora* и представителей сем. *Brassicaceae*, как и в секреторных клетках, встречаются ЭР-тельца, отсутствующие в клетках листьев этих растений. Вместо хлоропластов, характерных для мелких жилок *Cirsium arvense* и *Convolvulus arvensis*, оба типа клеток пучковой паренхимы нектарников, как и клетки секреторной ткани, содержат лейкопласты, однако по деталям структуры лейкопласты пучковых и секреторных клеток различаются. Так, у *Convolvulus arvensis* в клетках пучковой паренхимы нектарников лейкопласты не накапливают крахмала, обильного в пластидах секреторных клеток, у *Cirsium arvense* они не содержат системы трубочек, характерных для секреторных клеток. У *C. arvense* от секреторной ткани пучковая паренхима отличается, кроме иной структуры лейкопластов, по заметно меньшему размеру клеток, большей вакуолизации, лопастным ядрам. У *Impatiens parviflora* в клетках-спутниках и флоэмной паренхимы пучковых терминалей нектарников наблюдаются хлоропласты, более мелкие и со слабее развитой тилакоидной системой, чем в мелких жилках листа — такой же структуры, как и в секреторной ткани. У исследованных представителей сем. *Brassicaceae* ультраструктура пластид спутников весьма близка к таковой мелких жилок листа и секреторной ткани нектарников (однако ретикулярные футляры у хлоропластов жилок отсутствуют). Хлоропласты клеток флоэмы нектарников, как и хлоропласты секреторных клеток (Васильев, Котеева, 2004), могут участвовать в фотосинтезе.

Для клеток пучковой паренхимы нектарников, как и клеток секреторной ткани, характерны простые (не ветвистые) плазмодесмы. Они типичны и для других зон разгрузки, в частности для клеток наливающихся семян (Patrick, Offler, 2001). По частоте плазмодесм нектарники исследованных растений не превосходят листьев этих же видов. Однако малая частота плазмодесм не является достаточным основанием для того, чтобы аналогизировать механизм разгрузки флоэмы в нектарниках с апопластическим механизмом ее загрузки в листьях. Дело в том, что транспорт веществ через плазмодесмы представляет собой диффузию (Zhu et al., 1998; Bota, Cross, 2000; Ehlers, Kollmann, 2001, и др.), скорость которой прямо пропорциональна градиенту их концентрации. В нектарниках благодаря участию всех секреторных клеток в активном трансмембранном транспорте компонентов нектара в апопласт (Васильев, 2003) этот градиент, и, следовательно, темп транспорта через каждую плазмодесму должны быть значительно более высокими, чем в листьях, где активный транспорт осуществляется только клетками-спутниками мелких жилок. Поэтому даже небольшое число плазмодесм между клетками нектарника оказывается достаточным, чтобы обеспечить пассивный симпластический транспорт веществ ко всем секреторным клеткам.

Известно (Kempers et al., 1998), что в транспортирующей флоэме по сравнению с терминальной размер клеток-спутников уменьшается. При этом характерные признаки ультраструктуры спутников (в том числе протуберанцы оболочки, если они были в мелких жилках листьев) сохраняются. «Базальная» флоэма нектарников изученных 6 видов растений отличается как от транспортирующей флоэмы, так и от терминальной флоэмы нектарников соответствующих видов. Она имеет признаки, общие для терминальной флоэмы листьев и нектарников, признаки, характерные только для терминальной флоэмы листьев или только для терминальной флоэмы нектарников, признаки промежуточные между признаками флоэмы листьев и нектарников, а также признаки, специфичные для секреторных клеток. Так, в отличие от терминальной «базальная» флоэма в нектарниках изученных видов, за исключением *Convolvulus arvensis*, входит в состав полных проводящих пучков. У вьюнка полевого даже самые крупные пучки, ответвляющиеся от пучков завязи, как правило, ксилемы не содержат. У всех исследованных видов базальная флоэма непосредственно контактирует с секреторными или реже с выполняющими клетками нектарника. При этом у *Barbarea vulgaris*, *Alliaria petiolata* и *Rorippa sylvestris* клетки флоэмной паренхимы, отсутствующие в терминальной флоэме, в базальной флоэме дифференцируются. У этих видов, а также у *Cirsium arvense* и *Impatiens parviflora* базальная флоэма характеризуется приблизительно тем же самым соотношением числа ситовидных элементов, клеток-спутников и флоэмной паренхимы, что и в листе. Однако у *Convolvulus arvensis* в крупных пучках в подавляющем превосходстве находится флоэмная паренхима.

У *Cirsium arvense* и *Impatiens parviflora* клетки-спутники в базальной флоэме нектарников, как и в листе, крупнее по диаметру, чем ситовидные трубки, но у исследованных видов *Brassicaceae* и *Convolvulus arvensis* они почти такие же мелкие — типичный признак спутников транспортирующей флоэмы.

Протуберанцы оболочки, характерные для клеток мелких жилок листьев *Cirsium arvense* и *Impatiens parviflora*, изученных в настоящей работе, в базальной флоэме нектарников в отличие от терминальной флоэмы развиваются, но не так сильно, как в клетках листа, и у (первого вида) не у всех клеток. Как и в листе, клетки-спутники четко отличаются от клеток флоэмной паренхимы по высокой электронной плотности цитозоля и «заполненности» его рибосомами (исключение *Convolvulus arvensis*). У всех видов митохондрии спутников по высокой частоте их встречаемости и обилию крист сходны как с терминальной флоэмой листа, так и с терминальной флоэмой нектарника. У *Cirsium arvense* и *Convolvulus arvensis* оба типа клеток паренхимы базальных пучков обладают чертами ультраструктуры, характерными для клеток терминальной флоэмы и секреторных клеток, но не для клеток листьев: у первого вида это трубчатый агранулярный эндоплазматический ретикулум и часто центральная вакуоль, у второго, напротив, очень слабая вакуолизация, у обоих — лейкопласты. У видов сем. *Brassicaceae* и *Convolvulus arvensis* по форме (гранулярной) и степени развития (слабой) эндоплазматический ретикулум в клетках базальной флоэмы сходен с таковым в клетках терминальной флоэмы листа, нектарника и секреторных клеток. Для клеток базальной флоэмы *Barbarea vulgaris*, *Alliaria petiolata*, *Rorippa sylvestris* и *Impatiens parviflora* характерны лейкопласты, причем у последнего вида по структуре они отличаются от хлоропластов мелких жилок листьев, но сходны с пластидами терминальной флоэмы и секреторных клеток нектарников, у остальных 3 видов во всех упомянутых типах клеток и органов они идентичны.

На основании данных о специфике состава и структуры базальной флоэмы нектарников можно предположить, что она помимо функции дальнего транспорта ассимилятов выполняет какие-то другие функции. Такой функцией может быть поглощение из апоплазмы, «возврат» компонентов нектара, растекающегося в глубь нектарника вследствие гидростатического давления, создаваемого благодаря активности секреторных клеток (Васильев, 2003). На эту функцию указывает, в частности, образование протуберанцев оболочки в клетках-спутниках базальной флоэмы *Cirsium arvense* не на всех стенках, а только на стенке, противоположной стенке с ситовидной трубкой.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49019) и Фонда содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 206 с.

Васильев А. Е. Новый взгляд на эволюцию проводящей системы листьев покрытосеменных // Тр. конфер. по анат. и морфол. раст. СПб., 1997. С. 163—165.

Васильев А. Е. Почему выделяется нектар? О механизме нектаровыделения // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 1—8.

Васильев А. Е., Котеева Н. К. Хлоропласты нектарников: дополнительный источник компонентов нектара // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 4. С. 558—562.

Вилленбринк Т. Транспорт ассимилятов во флоэме: регуляция и механизм // Физиол. раст. 2002. Т . 49. № 1. С. 13—22.

Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Л., 1990. 144 с.

Гамалей Ю. В. Сравнительная анатомия и физиология терминальных пучков и околопучковой паренхимы в листьях двудольных растений // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 34—49.

Гамалей Ю. В. Транспорт и распределение ассимилятов в растении. Подходы, методы и направления исследований // Физиол. раст. 2002. Т. 49. № 1. С. 22—39.

Карташова Н. С. Строение и функция нектарников цветка двудольных растений. Томск, 1965. 194 с.

Beebe D. U., Evert R. F. Photoassimilate pathway(s) and phloem loading in the leaf of *Moricandia arvensis* (*Brassicaceae*) // Internat. J. Plant Sci. 1992. Vol. 153. N 1. P. 61—77.

Belmonte E., Cardemil L., Arroyo M. T. K. Floral nectary structure and nectar composition in *Eccremocarpus scaber* (*Bignoniaceae*), a hummingbird-pollinated plant of Central Chile // Am. J. Bot. 1994. Vol. 81. P. 493—503.

Bota C. E. J., Cross R. H. M. Towards reconciliation of structure with function in plasmodesmata — who is the gate-keeper // Micron. 2000. Vol. 31. N 6. P. 713—721.

Davis A. R., Peterson R. L., Shuel R. W. Anatomy and vasculature of floral nectaries of *Brassica napus* (*Brassicaceae*) // Canad. J. Bot. 1986. Vol. 64. N 11. P. 2508—2516.

Davis A. R., Peterson R. L., Shuel R. W. Vasculature and ultrastructure of the floral and stipular nectaries of *Vicia faba* (*Leguminosae*) // Canad J. Bot. 1988. Vol. 66. N 7. P. 1435—1448.

Dejong A., Koerselmankooij J. W., Schurmans J. A. M. J. et al. Uptake of sucrose and glucose by isolated seed coat halves of developing pea seeds — evidence that a sugar facilitator with diffusional kinetics is involved in seed coat unloading // Planta. 1996. Vol. 199. N 4. P. 486—492.

Durkee L. T. The ultrastructure of floral and extrafloral nectaries // The biology of nectaries. Eds B. Bentley, T. Elias. N. Y., 1983. P. 1—29.

Ehlers K., Kollmann R. Primary and secondary plasmodesmata: structure, origin, and functioning // Protoplasma. 2001. Vol. 216. N 1—2. P. 1—30.

Evert R. F., Russin W. A. Structurally, phloem unloading in the maize leaf cannot be symplastic // Amer. J. Bot. 1993. Vol. 80. N 11. P. 1310—1317.

Figier J. Étude infrastructurale des glandes pétiolaires d'*Impatiens holstii* // Botaniste. 1972. Sér. 55. N 1—6. P. 311—338.

Fisher D. G. Plasmodesmatal frequency and other structural aspects of assimilate collection and phloem loading in leaves of *Sonchus oleraceus* (*Asteraceae*), a species with minor vein transfer cells // Amer. J. Bot. 1991. Vol. 78. N 11. P. 1549—1559.

Frei E. Die Innervierung der floralen Nektarien dicotyler Pflanzenfamilien // Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1955. Bd 65. S. 60—114.

Gamalei Y. V., Pakhomova M. V., Syutkina A. V., Voitsekhovskaja O. V. Compartmentation of assimilate fluxes in leaves. I. Ultrastructural responses of mesophyll and companion cells to the alteration of assimilate export // Plant Biol. 2000. Vol. 2. N 1. P. 98—106.

Gunning B. E. S., Pate J. S. «Transfer cells» — plant cells with wall ingrowths, specialized in relation to short distance transport of solutes: their occurrence, structure and development // Protoplasma. 1969. Vol. 68. N 1. P. 107—133.

Hardham A. R. Structural aspects of the pathways of nutrient flow to the developing embryo of *Pisum sativum* // Austral. J. Bot. 1976. Vol. 24. N 6. P. 711—721.

Haritatos E., Medville R., Turgeon R. Minor vein structure and sugar transport in *Arabidopsis thaliana* // Planta. 2000. Vol. 211. N 2. P. 105—111.

Hayes O., Offler C. E., Patrick J. W. Cellular ultrastructure of developing seeds in *Phaseolus vulgaris* // J. Experim. Bot. 1985. Vol. 36. N 170. P. 523—531.

Hoffmann-Thoma G., van Bel A. J. E., Ehlers K. Ultrastructure of minor vein phloem and assimilate export in summer and winter leaves of the symplasmically loading evergreens *Ajuga reptans, Aucuba japonica* and *Hedera helix* // Planta. 2001. Vol. 212. N 2. P. 231—242.

Horner H. T., Healy R. A., Cervantes-Martinez T., Palmer R. G. Floral nectary fine structure and development in *Glycine max* (*Fabaceae*) // Internat. J. Plant Sci. 2003. Vol. 164. N 5. P. 675—690.

Kempers R., Ammerlaan A., van Bel A. J. E. Symplasmic constriction and ultrastructural features of the sieve element/companion cell complex in the transport phloem of apoplasmically and symplasmically phloem loading species // Plant Physiol. 1998. Vol. 116. N 2. P. 271—278.

Knop C., Voitsekhovskaja O. V., Lohaus G. Sucrose transporters in two members of the *Scrophulariaceae* with different types of transport sugars // Planta. 2001. Vol. 213. N 1. P. 80—91.

Lüttge U., Schnepf E. Organic substances // Transport in plants. Enzyclop. Plant Physiol. Berlin, 1976. Vol. 2B. P. 244—277.

Matsushima R., Hayashi Y., Yamada K. et al. The ER body, a novel endoplasmic reticulum-derived structure in *Arabidopsis* // Pl. Cell Physiol. 2003. Vol. 44. N 7. P. 661—666.

Offler C. E., Horder B. A. The cellular pathway of short-distance transfer of photosynthate in developing tomato fruit // Plant Physiol. 1992. Vol. 99. Suppl. P. 41.

Offler K., McCurdy D. W., Patrick J. W., Talbot M. J. Transfer cells: cells specialized for a special purpose // Ann. Rev. Plant Biol. 2003. Vol. 54. P. 431—454.

Offler C. E., Patrick J. W. Cellular structures, plasma membrane surface areas and plasmodesmatal frequencies of seed coats of *Phaseolus vulgaris* in relation to photosynthate transfer // Austral. J. Plant Physiol. 1984. Vol. 11. N 1—2. P. 79—99.

Offler C. E., Patrick J. W. Pathway of photosynthate transfer in the developing seed of *Vicia faba*. A structural assessment of the role of transfer cells in unloading from the seed coat // J. Experim. Bot. 1993. Vol. 44. N 263. P. 711—724.

Oparka K. J. Phloem unloading in the potato tuber. Pathway and sites of ATPase // Protoplasma. 1986. Vol. 131. N 3. P. 201—210.

Oparka K. J., Gates P. Transport of assimilates in the developing caryopsis of rice (*Oryza sativa*). Ultrastructure of the pericarp vascular bundle and its connections with aleurone layer // Planta. 1981. Vol. 151. N 6. P. 561—567.

Patrick J. W. Phloem unloading and post-sieve element transport // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Molec. Biol. 1997. Vol. 48. P. 191—222.

Patrick J. W., Offler C. E. Compartmentation of transport and transfer events in developing seeds // J. Experim. Bot. 2001. Vol. 52. N 356. P. 551—564.

Ritchie R. J., Fieuw-Makaroff S., Patrick J. W. Sugar retrieval by coats of developing seeds of *Phaseolus vulgaris* // Plant Cell Physiol. 2003. Vol. 44. N 2. P. 163—172.

Thomas M., Hetherington L., Patrick J. W. Genotypic differences in seed growth rates of *Phaseolus vulgaris*. General characteristics, seed coat factors and comparative roles of seed coats and cotyledons // Austral. J. Plant Physiol. 2000. Vol. 27. N 2. P. 109—118.

Thompson R., Hueros G., Becker H.-A., Maitz M. Development and functions of seed transfer cells // Plant Sci. 2001. Vol. 160. N 6. P. 775—783.

Thorne J. H. Morphology and ultrastructure of maternal seed tissue of soybean in relation to import of photosynthate // Plant Physiol. 1981. Vol. 67. N 5. P. 1016—1025.

Turgeon R. Plasmodesmata and solute exchange in the phloem // Austral. J. Plant Physiol. 2000. Vol. 27. N 6. P. 521—529.

Turgeon R., Medville R., Nixon K. C. The evolution of minor vein phloem and phloem loading // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 8. P. 1331—1339.

Van Bel A. J. E. Strategies of phloem loading // Ann. Rev. Plant Physiol. 1993. Vol. 44. P. 253— 281.

Van Bel A. J. E., Knoblauch M. Sieve element and companion cell: the story of the comatose patient and the hyperactive nurse // Austral. J. Plant Physiol. 2000.Vol. 27. N 6. P. 477—487.

Van Dongen J. T., Ammerlaan A. M. H., Wouterlood M. et al. Structure of the developing pea seed coat and the post — phloem transport pathway of nutrients // Ann. Bot. 2003. Vol. 91. N 6. P. 729—737.

Wang X. D., Harrington G., Patrick J. W. et al. Cellular pathway of photosynthate transport in coats of developing seed of *Vicia faba* and *Phaseolus vulgaris*. II. Principal cellular site(s) of efflux // J. Experim. Bot. 1995. Vol. 46. N 285. P. 49—63.

Warmbrodt R. D. Studies on the root of *Hordeum vulgare* — ultrastructure of the seminal root with special reference to the phloem // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. N 3. P. 414—432.

Warmbrodt R. D. Structural aspects of the primary tissues of the *Cucurbita pepo* root with special reference to the phloem // New Phytologist. 1986. Vol. 102. N 1. P. 175—192.

Warmbrodt R. D., VanDerWoude W. J. Leaf of *Spinacia oleracea* (spinach): ultrastructure, and plasmodesmatal distribution and frequency, in relation to sievetube loading // Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77. N 10. P. 1361—1377.

Wood R. M., Patrick J. W., Offler C. E. The cellular pathway of short distance transfer of photosynthates and potassium in elongating stem of *Phaseolus vulgaris*. A physiological assessment // Ann. Bot. 1998. Vol. 82. N 3. P. 337—345.

Zhang D. P., Lu Y. M., Wang Y. Z. et al. Acid invertase is predominantly localized to cell walls of both the practically symplasmically isolated sieve element/companion cell complex and parenchyma cells in developing apple fruits // Plant, Cell Environ. 2001. Vol. 24. N 6. P. 691—702.

Zhu T., Lucas W. J., Rost T. L. Directional cell-to-cell communication in the *Arabidopsis* root apical meristem. I. An ultrastructural and functional analysis // Protoplasma. 1998. Vol. 203. N 1—2. P. 35—47.

Ziegler H. La sécrétion du nectar // Traité de biologie de l'Abeille. Paris, 1968. Vol. 3. P. 218—248.

SUMMARY

A detailed comparative analysis of cell composition and ultrastructure of vascular system in both nectaries and minor leaf veins was made in six species with apoplasmic unloading of photosynthates. The endomembrane system in phloem parenchyma cells of veins is found to be more active than in companion cells. Chloroplasts with well-developed thylakoid system are formed in all species. Terminal vascular bundles in nectaries consist of phloem only. Bundle sheath parenchyma is not differentiated, and the phloem elements including sieve tubes are in direct contact with secretory cells. Wall ingrowths, characteristic of companion cells and phloem parenchyma cells of *Cirsium arvense* and *Impatiens parviflora* minor veins, are found in reduced form only in the nectary basal phloem. Unlike leaf compation cells, those of nectary terminal phloem are of the same (small) diameter as the sieve tubes. The number of companion cells is smaller than that of sieve elements. The sieve tubes may be in direct contact with nectary secretory cells and the plasmodesmata are formed between them. In *Barbarea vulgaris*, *Alliaria petiolata* and *Rorippa sylvestris* phloem parenchyma is not differentiated in terminal phloem and the sieve tubes have very lengthy contacts with the secretory cells. In *Cirsium arvense*, *Impatiens parviflora* and *Convolvulus arvensis* ultrastructural differences between companion cells and phloem parenchyma cells, characteristic of minor veins, are lost in nectary phloem. In the terminal phloem, both types of parenchyma cells have some ultrastructural features of secretory cells. The data obtained indicate that the companion cells in nectary terminal phloem are not involved in the secretion of nectar components into the apoplasm. The functions of vascular parenchyma are the symplasmic transport of photosynthates from the sieve tubes into secretory cells and the participation (together with the secretory cells) in the transformation of phloem sap in nectar. The cells of the basal phloem, in addition to long distance transport of photosynthates, serve for the retrieval of nectar spreading in the apoplasm.

УДК 582.33 (571.511.8)

© **А. Д. Потемкин, Н. В. Матвеева**

ПЕЧЕНОЧНИКИ (*HEPATICAE*) ОСТРОВА БОЛЬШЕВИК (АРХИПЕЛАГ СЕВЕРНАЯ ЗЕМЛЯ)

A. D. POTEMKIN, N. V. MATVEYEVA. THE LIVERWORTS (*HEPATICAE*) OF BOLSHEVIK ISLAND (SEVERNAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail Potemkin_Alexey@mail.ru; NadyaM@NM10185.spb.edu

Поступила 05.04.2004

В настоящее время флора печеночников о-ва Большевик (архипелаг Северная Земля) является наиболее изученной среди региональных флор полярных пустынь в циркумполярном масштабе и включает 51 вид, относящийся к 22 родам и 13 семействам подкласса *Jungermanniideae* (50 видов из порядка *Jungermanniales* и *Aneura pinguis* — из *Metzgeriales*). Большинство видов (31, или 60.8 %) относится к арктической фракции, представленной арктическим (9 видов — 17.6 %) и арктомонтанным (22 вида — 43.1 %) элементами, остальные 20 видов (39.2 %) включены в полизональный элемент. Подавляющее число видов (47, или 92.1 %) имеют циркум ареалы. По сравнению с тундровой зоной п-ова Таймыр, являющегося геологически единой территорией с о-вом Большевик, заметно обеднение флоры печеночников на всех уровнях таксономической иерархии: в ней отсутствует ряд семейств и родов, снижается их видовая насыщенность. Видовое богатство печеночников острова составляет 41 % от флоры печеночников тундровой зоны Таймыра и около 60 % — подзоны арктических тундр полуострова. Видовое разнообразие всей флоры острова, выявленной в 7 пунктах, того же порядка или беднее конкретных флор Таймыра. Во флоре печеночников о-ва Большевик по сравнению с флорой Таймыра наблюдается существенное изменение обилия и встречаемости видов, проявляющееся прежде всего в значительном усилении ценотической роли *Gymnomitrion corallioides*, *Cephaloziella varians* и *Anthelia juratzkana* и ослаблении — *Ptilidium ciliare*, *Anastrophyllum minutum*. Для печеночников острова, как и других районов полярных пустынь, характерны подавление полового процесса и сохранение во флоре все большего числа видов, размножающихся вегетативно путем образования выводковых почек.

Ключевые слова: печеночники, флора, полярные пустыни, Арктика, о-в Большевик, архипелаг Северная Земля.

Данная работа обобщает результаты исследований печеночников о-ва Большевик. Первая коллекция мохообразных была собрана И. Н. Сафроновой в 1991 г. в северной части острова. Результаты ее обработки А. Д. Потемкиным (32 вида и 7 внутривидовых таксонов печеночников) были опубликованы в работе, посвященной споровым растениям архипелага Северная Земля (Андреев и др., 1993). В 1997—1998 и 2000 гг. в нескольких районах на приморских и внутренних территориях на юге острова работали геоботаники Н. В. Матвеева и Л. Л. Заноха, которые собирали печеночники не только к геоботаническим описаниям, но и проводили специальные флористические сборы мохообразных в специфических местообитаниях. По результатам обработки этих сборов для о-ва Большевик было указано 48 видов, в том числе 1 новый для науки (*Scapania matveyevae*) и 16 для острова и всего архипелага Северная Земля (Потемкин, 1999; Potemkin, 2000). В настоящей публикации приводятся еще 3 вида, выявленные на заключительной стадии обработки коллекций. Таким образом, в настоящее время для о-ва Большевик известен 51 вид печеночных мхов.

В предыдущих публикациях были приведены аннотированные списки печеночников с указанием местоположения пунктов сборов, встречаемости в образцах и репродуктивного состояния и выполнен их краткий анализ. Цель настоящей работы — анализ флоры печеночников всего острова и разных его районов, ее сравнение с флорами других территорий высоких широт и флорой п-ова Таймыр, оценка встречаемости видов и их участия в сложении растительного покрова острова.

Архипелаг Северная Земля и п-ов Таймыр тесно связаны в геологическом отношении, поскольку являются звеньями единой складчатой области и объединяются в единую физико-географическую область (Таймыро-Североземельская..., 1970). Расположение о-ва Большевик в непосредственной близости от п-ова Таймыр (ширина пролива Вилькицкого не превышает 70 км) предполагает преемственность флоры и снимает проблемы островной изолированности при объяснении любых флористических различий. В связи с этим представляется оправданным разноплановое сопоставление флоры печеночников обоих регионов как в целом, так и по различным выделам. С другой стороны, уместно сравнение состава печеночников о-ва Большевик и других регионов высокой Арктики в пределах зоны полярных пустынь.

Характеристика природных условий острова[1]

Местоположение. О-в Большевик — второй по величине остров архипелага Северная Земля (см. рисунок). Его площадь составляет 11 312 км^2. Самая южная точка — 77°55′ с. ш. (мыс Неупокоева), самая северная — 79°25′ с. ш. (мыс Песчаный).

Геоморфология. Около 20 % площади острова занято ледниками. На свободной от льда территории выражены 2 денудационные поверхности. Поверхность нижнего денудационного уровня[2] до 120—140 м совпадает с распространением прибрежно-морской равнины, которая подвергалась обработке морскими водами в позднечетвертичное время. Чехол рыхлых морских отложений маломощен и прерывист. На высотах выше 200 м представлена поверхность верхнего денудационного уровня, или приледниковое плато.

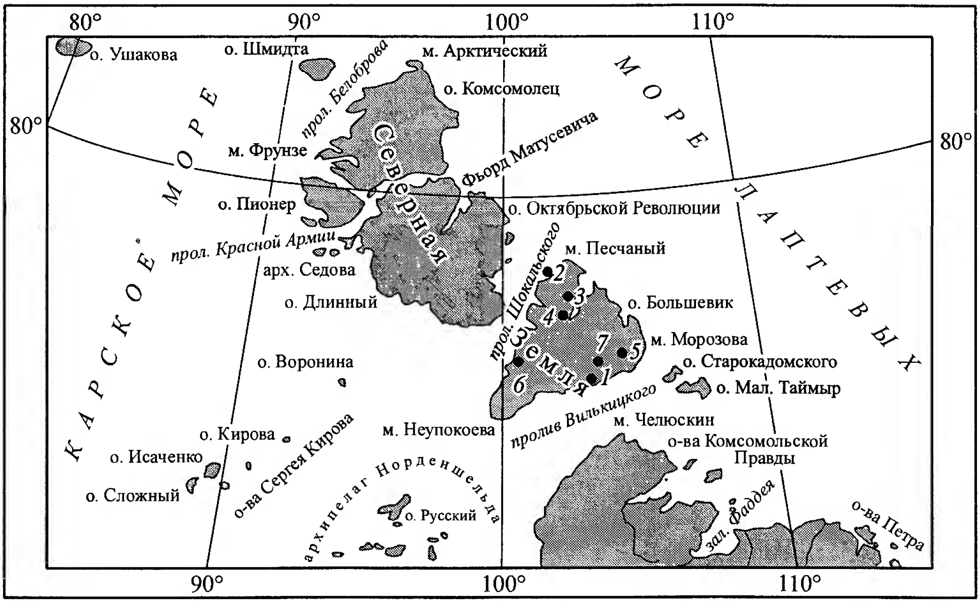
На острове хорошо выражена гидрографическая сеть. Долины большинства рек, имеющих снежно-ледниковое питание, ориентированы в меридиональном направлении. В основном реки молодые, позднечетвертичного заложения, их долины выполнены крупнообломочным материалом. Несколько рек (в том числе Студеная и Лагерная) — более древние, с хорошо выраженными относительно широкими (иногда до 1 км) и высокими террасами, сложенными мелкообломочным материалом с большим содержанием суглинка.

Геология. На острове представлены песчаники, алевролиты, гранодиориты, крайне редки известковистые разновидности пород, что определяет слабокислую реакцию грунтов.

---

[1] Информация о природных условиях взята из монографии Д. Ю. Большиянова и В. М. Макеева (1995).

[2] Здесь и далее все высоты над ур. м.



Карта-схема района исследования.

1 — бухта Солнечная, *2* — мыс Баранова, *3* — нижнее течение р. Базовой у залива Ахматова, *4* — верховья р. Базовой, *5* — среднее течение р. Голышева, *6* — среднее течение р. Студеной, *7* — среднее течение р. Лагерной.

Остров расположен в зоне развития сплошной многолетней мерзлоты. Глубина оттаивания суглинистых субстратов до 40—50 см, песчаных и супесчаных — до 60—80 см.

Климат. Весь архипелаг и о-в Большевик находятся в зоне влияния арктического и сибирского антициклонов. Устойчивый снежный покров устанавливается в первой половине сентября, снег сходит в конце июня—начале июля. Безморозный период продолжается около 2 мес. В годовом цикле температур преобладают отрицательные. По данным полярной метеостанции Солнечная, среднегодовая температура воздуха –14 °С, среднемесячные положительные температуры имеют только июль (2.2 °С) и август (1.0 °С). Годовое количество осадков 400 мм, за теплый период — 100—120 мм. Твердые осадки составляют 70 %. Число дней с туманами — около 65 в году, половина из них приходится на летнее время. Пасмурных дней в году — около 180, в июле—августе — по 20—25 в мес. В целом в период вегетации преобладает холодная пасмурная погода с частыми туманами.

Зональное положение и растительность. Согласно зональному делению северных территорий (Короткевич, 1958, 1972; Александрова, 1983) архипелаг Северная Земля расположен в зоне полярных пустынь, о-в Большевик — в ее южной полосе.

Основными характеристиками растительного покрова этой зоны являются его сильная разреженность (голый грунт занимает от 70 до 95 %), общая приземистость и почти одноярусность, доминирование споровых, особенно мхов, преобладание в составе сосудистых растений злаков и разнотравья и отсутствие, особенно в зональных сообществах, деревянистых растений и осоковых. Более подробная характеристика растительности приведена в статье по листостебельным мхам острова (Афонина, Матвеева, 2003). Отметим лишь некоторые ее черты, важные для оценки участия в растительном покрове печеночников, которые имеют наибольшее видовое разнообразие и обилие в сообществах приморской равнины.

На низких пологих водораздельных увалах при общем низком (10—30 %) проективном покрытии доминируют мхи (*Aulacomnium turgidum*,[3] *Orthothecium chryseon*, *Racomitrium lanuginosum*, *Sanionia uncinata* и др.) и злаки (*Deschampsia borealis* и *Alopecurus alpinus*). Печеночники здесь присутствуют постоянно (до 10 видов в сообществе), но имеют сравнительно низкое обилие, за исключением *Gymnomitrion corallioides*. На супесчаных дренированных субстратах с маломощным снежным покровом на склонах увалов развиты своеобразные полигональные сообщества, где этот печеночник сплошь покрывает пятна грунта, а трещины между полигонами заполнены мхом *Racomitrium lanuginosum*. На склонах долин ручьев покрытие *G. corallioides* достигает 95—100 %. На подгорных сырых шлейфах с постоянным в течение всего лета подтоком холодной талой воды развиты сообщества с доминированием злака *Dupontia fisheri* и печеночников *Marsupella arctica* и *Scapania crassiretis*. Здесь же имеются участки, на которых почти нет цветковых растений, а преобладают лишайник *Siphula ceratites* и печеночник *M. arctica*. В каменных развалах гранодиоритов и алевролитов на мелкоземе среди крупных глыб *G. corallioides* входит в состав наиболее обильных видов при преобладании там лишайников (*Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Parmelia omphalodes*, *Sphaerophorus fragilis*, *S. globosus*.

На денудационной высокой равнине во внутренних частях острова в среднем течении р. Голышева разнообразие растительных сообществ значительно меньше, чем на приморской. Обеднен состав сообществ, особенно цветковых растений и печеночников (всего 10 видов), основной компонент растительности — листостебельные мхи. На высоте более 300 м не найдено ни одного печеночника. Почти нет их и в полигональных сообществах древних речных террас: в среднем течении р. Студеная обнаружено 5 видов, на р. Лагерная — ни одного, в то время как остальные группы здесь представлены так же разнообразно, как и на приморской равнине. Подробно распределение видов печеночников по территории острова и типам растительных сообществ будет охарактеризовано в отдельной статье.

Материал и методика

Сборы печеночников проводились в 1991, 1997—1998 и 2000 гг. в 7 пунктах, из которых 3 расположены на севере и 4 — на юге острова (табл. 1): на приморской равнине на высотах до 100 м на юге (окрестности бухты Солнечная) и на севере острова (мыс Баранова, р. Базовая); на приподнятой денудационной равнине на высотах 170 и 300 м в среднем течении р. Голышева, в 18 км вглубь от пролива Вилькицкого на юго-востоке; на древних речных террасах в среднем течении рек Студеная и Лагерная на высотах 130 и 150 м на юго-востоке и юго-западе острова на расстоянии 15—17 км от берега моря (см. рисунок).

В основном образцы отбирали к геоботаническим описаниям, но в южной части острова как на приморской равнине, так и во внутренних частях, проводили специальные флористические сборы, что позволило оценить распределение печеночников по всем типам местообитаний. Всего было собрано более 500 сборных пакетов и выполнено более 2 тыс. определений. Коллекция хранится в бриологическом гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (С.-Петербург, LE).

---

[3] Латинские названия даны по: сосудистые растения — N. Sekretareva (1999); мхи — O. Afonina, I. Czernyadjeva (1995); лишайники — M. Andreev et al. (1996).

ТАБЛИЦА 1

Пункты сборов и коллекторы мохообразных на о-ве Большевик

Географический пункт	Геоморфология	Координаты		Год	Коллектор
		с. ш.	в. д.		
Северный берег					
Мыс Баранова (берег пролива Шокальского в 5—15 км к юго-западу от мыса)	Приморская равнина	79°15′	102°00′	1991	И. Н. Сафронова
Нижнее течение р. Базовой (у залива Ахматова)	То же	79°07′	101°40′	1991	То же
Верховья р. Базовой	» »	78°55′	102°45′	1991	» »
Южный берег					
Бухта Солнечная	» »	78°13′	103°15′	1997 1998 2000	Н. В. Матвеева Л. Л. Заноха
Среднее течение р. Студеная	Древняя речная терраса	78°37′	101°05′	1998	То же
Среднее течение р. Лагерная	То же	78°22′	103°31′	2000	Н. В. Матвеева
Среднее течение р. Голышева	Верхняя денудационная равнина	78°26′	104°28′	2000	То же

Определение велось традиционным сравнительно-морфологическим методом с использованием микроскопов МБС-10, БИОЛАМ Р-15 и МИКМЕД-2. Материал определялся преимущественно через несколько месяцев после сборов, что во многих случаях позволяло изучить строение масляных тел, важное для определения многих видов.

В систематическом списке (табл. 2) семейства располагаются в порядке, принятом в списке печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР (Konstantinova et al., 1992). Объем родов и семейств, а также названия таксонов приводятся согласно базе данных «Классификатор мохообразных», расположенной на сайте http://www.binran.spb.ru/biodiv.

Общая встречаемость видов во флоре острова оценена с учетом как распространения физиономически узнаваемых видов в природе (на основе 250 геоботанических описаний), так и числа собранных образцов. Для этого использована шкала, предложенная в статье по листостебельным мхам острова (Афонина, Матвеева, 2003): очень редко — 1—3 образца (в 1—2 пунктах сбора); редко — 4—10 (в 1—3 пунктах); спорадически — 11—50 (более чем в 3 пунктах); часто — 51—100; очень часто — более 100 образцов. В предыдущей работе по печеночникам острова (Potemkin, 2000), где встречаемость оценивалась только по гербарным образцам с учетом распределения видов по типам сообществ, а шкала имела более мелкий шаг,[4] оценки несколько отличались от приводимых в табл. 2. Использование шкалы с более мелким шагом не дает возможности сопоставить данные по встречаемости печеночников и листостебельных мхов. Именно поэтому наряду с балльной оценкой по шкале мы приводим число находок видов и указываем случаи, когда вид приурочен к одному или сходным типам сообществ (табл. 2).

---

[4] Редко — rare (r) — 1—2 образца; местами спорадически — locally sporadic (ls) — 3—7 образцов из одного или сходных сообществ; спорадически — sporadic (s) — 3—7 образцов из разных сообществ; местами обычен — locally common (lc) — более 7 образцов из одного или сходных сообществ; обычен — common (c) — более 7 образцов из разных сообществ.

ТАБЛИЦА 2

Печеночники о-ва Большевик

Таксоны	Географический пункт						Число находок	Встречаемость	Обилие	Репродуктивные образования	Характеристики распространения		Вариант распространения
	Бухта Солнечная	Мыс Баранова	Верховья р. Базовой	Нижнее течение р. Базовой	Среднее течение р. Голышева	Среднее течение р. Студеной					Широтные	Долготные	
Aneuraceae H. Klinggr.													
Aneura pinguis (L.) Dumort.	+						9	Р	2		Пк	Ц	
Trichocoleaceae Nakai													
Blepharostoma trichophyllum (L.) Dumort. (incl. var. *brevirete* (L.) Dumort.)	+	+	+				22	С	2		Пбп	Ц	абм
Antheliaceae R. M. Schust.													
Anthelia juratzkana (Limpr.) Trev. f. *juratzkana*	+		+		+		57	Ч	2	per	АМ	Ц	
A. juratzkana f. *elongata* Jørg.	+	+					7	Р	1				
Lophoziaceae Cavers													
Anastrophyllum cavifolium (H. Buch et S. W. Arnell) Lammes	+						2	ОР	1		А	Ц-	
A. minutum (Schreb.) R. M. Schust. (incl. var. *grandis* (Lindb.) R. M. Schust.)	+	+	+		+	+	40	С	2	per, m	Пбп	Ц	абм
Barbilophozia barbata (Schreb.) Loeske	+						1	ОР	1		Пг	Ц	абм
B. binsteadii (Kaal.) Loeske	+						1	ОР	1		АМ	Ц	
B. hyperborea (R. M. Schust.) Potemkin	+	+				+	14	С	1		А	Ц-	
B. quadriloba (Lindb.) Loeske f. *quadriloba*	+	+	+				18	С	2		Пг	Ц	абм
B. quadriloba f. *glareosa* (Jørg.) Potemkin	+	+					6	Р	1				
Lophozia excisa (Dicks.) Dumort. var. *excisa*	+	+			+		23	С	1	gem	Пбп	Ц	абм
L. excisa var. *succulenta* R. M. Schust. et Damsh.	+						1	ОР	1	gem	А	?	

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксоны	Географический пункт						Число находок	Встречаемость	Обилие	Репродуктивные образования	Характеристики распространения		Вариант распространения
	Бухта Солнечная	Мыс Баранова	Верховья р. Базовой	Нижнее течение р. Базовой	Среднее течение р. Голышева	Среднее течение р. Студеной					Широтные	Долготные	
Lophozia jurensis Müll. Frib.	+	+	+				9	Р	1	gem, m, f	АМбп?	Ц	
L. longiflora (Nees) Schiffn.	+						4	Р	1		Пг	Ц	абм
Lophozia cf. *pellucida* R. M. Schust. var. *minor* R. M. Schust.			+				1	ОР	1	juv. gem	А	Ц-	
L. polaris (R. M. Schust.) R. M. Schust. et Damsh. (=*L. major* (C. E. O. Jensen) Schljakov)	+	+					9	Р	1	gem	А	Ц-	
L. ventricosa var. *confusa* R. M. Schust. (=*Lophozia* cf. *savicziae* Schljak.)	+		+				9	Р	1	gem	Пг	Ц	абм
Lophozia cf. *wenzelii* (Nees) Steph.	+	+					1	ОР	1		Пг	Ц	абм
Tetralophozia setiformis (Ehrh.) Schljakov	+	+					19	С	2		АМ	Ц	
Tritomaria quinquedentata var. quinquedentatata (incl. f. *gracilis* R. M. Schust.)	+	+	+		+	+	37	С	2	per	Пг	Ц	абм
T. quinquedentata var. *grandigemma* Potemkin	+						6	Р	2	gem			
Jungermanniaceae Rchb.													
Leiocolea heterocolpos (Hartm.) M. A. Howe var. *heterocolpos*	+	+					4	Р	1		Пг	Ц	абм
L. heterocolpos var. *harpanthoides* (Bryhn et Kaal.) R. M. Schust. ex S. W. Arnell	+						2	ОР	1				
Jungermannia polaris Lindb.	+	+					1	ОР	1		АМ	Ц	
Gymnomitriaceae H. Klinggr.													
Gymnomitrion apiculatum (Schiffn.) Müll. Frib.	+						2	ОР	1		АМ	Ц	
G. concinnatum (Lightf.) Corda	+		+				34	С	2	fr	АМбп	Ц	
G. corallioides Nees	+	+	+		+		121	ОЧ	3	fr	АМ	Ц	

Marsupella arctica (Berggr.) Bryhn et Kaal.	+						Л24	С	3		АМ	Ц-	
M. sprucei (Limpr.) Bernet	+						1	ОР	1		АМ	Ц	
Prasanthus suecicus (Gottsche) Lindb.	+						4	Р	1	per	АМ	ГрЕА	
Scapaniaceae Mig.													
Scapania brevicaulis Taylor (=*S. degenii* Schiffn.)	+	+					8	Р	1		АМ	Ц	
S. curta (Mart.) Dumort.		+					3	ОР	1	m	Пг	Ц	абм
S. gymnostomophila Kaal. (incl. f. *incurva* (Bryhn) Schust.)	+	+					9	Р	1	gem	АМ	Ц	
S. hyperborea Jørg.	+						2	ОР	1		АМ	Ц	
S. lingulata H. Buch					+		3	ОР	1	gem	Пг	Ц-	абм
S. matveyevae Potemkin	+						2	ОР	1	gem, m	А	С	
S. mucronata subsp. *praetervisa* (Meyl.) R. M. Schust. (=*S. praetervisa*)	+	+					6	Р	1	gem	Пг	Ц	абм
S. crassiretis Bryhn (=*S. nemorea* subsp. *crassiretis* (Bryhn) Potemkin)	+						Л14	С	3	gem	АМ	Ц	
S. obcordata (Berggr.) S. W. Arnell	+						11	С	1	gem	Абп	Ц	
S. paludicola Loeske et Müll. Frib.	+						Л3	ОР	1		Пг	Ц	абм
S. scandica (Arnell et H. Buch) Macvicar	+						8	Р	1		АМ	Ц-	
S. simmonsii Bryhn et Kaal.	+		+				9	Р	2		АМ	Ц-	
S. undulata (L.) Dumort.				+			2	ОР	2		По	Ц	абм
S. zemliae S. W. Arnell	+						4	Р	1	gem	А	?	
Cephaloziaceae Mig.													
Cephalozia bicuspidata (L.) Dumort. subsp. *bicuspidata*	+		+				14	С	1		Пг	Ц	абм
C. bicuspidata subsp. *ambigua* (C. Massal.) R. M. Schust.	+		+				2	ОР	1		АМ	Ц	
Odontoschisma macounii (Austin) Underw.			+				13	С	1		АМ	Ц	
Cephaloziellaceae Douin													
Cephaloziella arctogena (R. M. Schust.) Konstantinova (=*C. rubella* subsp. *arctogena* (R. M. Schust.) R. M. Schust. et Damsholt)			+				1	ОР	1	per	АМ	Ц-	
C. divaricata (Sm.) Schiffn.					+		1	ОР	1		Пбп	Ц	
C. grimsulana (J. B. Jack ex Gotsche et Rabenh) Lacout.	+	+					4	Р	1	gem	АМ	Ц	
C. uncinata R. M. Schust.	+	+	+				2	ОР	1		А	Ц-	
C. varians (Gottsche) Steph. (=*C. arctica* Bryhn et Douin)	+	+			+	+	67	Ч	3	gem, per	АМбп	Ц	

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксоны	Географический пункт						Число находок	Встречаемость	*Обилие*	Репродуктивные образования	Характеристики распространения		Вариант распространения
	Бухта Солнечная	Мыс Баранова	Верховья р. Базовой	Нижнее течение р. Базовой	Среднее течение р. Голыщева	Среднее течение р. Студеной					Широтные	Долготные	
Arnelliaceae Nakai													
Arnellia fennica (Gottsche) Lindb.		+					2	ОР	1		АМ	Ц-	
Plagiochilaceae (Jørg.) Müll. Frib.													
Plagiochila asplenioides (L. emend Taylor) Dumort subsp. *porelloides* (Nees) Lindenb. (incl. f. *subarctica* (Nees) Lindenb.)		+	+				4	Р	1		Пг	Ц	абм
Ptilidiaceae H. Klinggr.													
Ptilidium ciliare (L.) Hampe	+		+				24	С	2		Пбп	Ц	абм
Radulaceae (Dumort.) Müll. Frib.													
Radula prolifera Arnell	+		+				4	Р	1		А	Аз-Зам	

Примечание. Число находок: Л — обозначение ограниченности местонахождений одним или близкими типами сообществ. Встречаемость: ОЧ — очень часто, Ч — часто, С — спорадически, Р — редко, ОР — очень редко. Обилие: 1 — растет как примесь к другим видам; 2 — образует небольшие чистые дерновинки, но большого обилия в растительных сообществах не имеет; 3 — доминирует в разных или хотя бы одной ассоциации. Репродуктивные образования: per — периантии и другие защитные образования развивающегося спорофита; gem — выводковые почки; juv. gem — недоразвитые (ювенильные) выводковые почки; m — мужские растения; f — женские растения (с неоплодотворенными гинецеями и без защитных структур развивающегося спорофита); fr — спороношение. Характеристики распространения. Широтные: А — арктическое, АМ — арктомонтанное, Пбп — полизональное биполярное, Пг — полизональное голарктическое, Пк — полизональное космополитное, По — полизональное омниголарктическое; долготные: Аз-Зам — азиатско-западноамериканское, ГрЕА — гренландско-евразиатско-азиатское, С — сибирское, Ц — циркум ареал, Ц- — почти циркум ареал, ? — неясное долготное распространение. Вариант распространения: абм — арктобореальномонтанный.

Обилие вида оценено по 3-балльной шкале: 1 — растет как примесь к другим видам; 2 — образует небольшие чистые дернинки, но большого обилия в растительных сообществах не имеет; 3 — доминирует хотя бы в одной ассоциации.

С накоплением информации о распространении видов печеночников и мохообразных в целом вопросы географического анализа бриофлоры встают все более остро. Выделяемые географические элементы в большинстве случаев не соответствуют реальному распространению видов и нередко являются «притянутыми» к тому или иному известному типу распространения. Подавляющее большинство отечественных бриологов стоит на позициях разработанного А. С. Лазаренко (1956) подхода к выявлению характера географо-генетического распределения видов, отождествляемого им с понятием ареала,[5] но отражающего по сути тенденции распространения видов, а не их реальные ареалы. Предложенный Н. А. Константиновой (2000) арктобореальномонтанный элемент, как и монтанный, отражая в целом характер распространения видов, не определяет его в широтном плане, поскольку виды этого элемента характеризуются различной глубиной проникновения на юг, за пределы таежной зоны. В связи с этим в данной работе они относятся к полизональному элементу с несколькими вариантами: голарктическим (с ареалом, ограниченным Голарктикой), омниголарктическим (с ареалом в Голарктике и за ее пределами во внеантарктических районах южного полушария) и биполярным (с распространением помимо северного полушария в приантарктических районах). При таком подходе арктобореальномонтанную приуроченность видов следует рассматривать как дополнительную характеристику, отражающую распространение видов в горах к югу от бореальной зоны и, в случае биполярных видов, — в Антарктике. В качестве варианта полизонального распространения рассматриваются и космополитные виды, имеющие значительно более широкие ареалы и экологическую амплитуду, чем арктобореальномонтанные виды.

В случае печеночников, остающихся наиболее слабо флористически исследованной группой высших растений даже по сравнению с листостебельными мхами, у нас нет должных оснований для выделения в качестве отдельных элементов групп голарктических, омниголарктических, биполярных и космополитных полизональных видов, так как такое выделение должно прежде всего базироваться на детальном исследовании флоры различных зональных выделов. Следует подчеркнуть, что биполярное распространение отмечено не только для полизональных, но и для отдельных арктических и арктомонтанных видов, определенно возникших в северном полушарии и впоследствии проникших в южное. Биполярность в этих случаях рассматривается как вариант арктического и арктомонтанного, а не полизонального распространения, вследствие зональной ограниченности распространения арктических и арктомонтанных видов полярными регионами.

Для характеристики долготного распространения в отечественной бриофлористике широко используется термин «циркумполярный», означающий сплошное распространение в пределах той или иной растительной зоны. При этом авторы, использующие этот термин в таком понимании, ссылаются обычно на систему Лазаренко (1956), что некорректно. В указанной работе Лазаренко использует термин «циркумполярный» только применительно к характеристике долготного распространения видов субарктического элемента, выделяя «циркумполярно субарктический тип ареала». Для определения «циркумполярных» ареалов остальных видов им употребляется приставка «пан-» с выделением панарктического, панбореального и паннеморального типов, или же, в случае прерывистости «циркумполярного» распространения, выделяются голарктические монтанный и аридный типы ареала. Таким образом, к «циркумполярным», в сложившемся понимании, относятся виды с циркумполярным, пан- и голарктическим типами ареала. Отсутствие в работе объединяющего их термина, по-видимому, и привело к закреплению формулировки «циркумполярный». В связи с этим необходимо подчеркнуть, что термин «циркумполярный» означает «распространенный в приполярной области вокруг полюса», что не соответствует его пониманию — циркумполярными обычно называют виды, распространенные вокруг земной оси и совсем не обязательно в приполярной области. Для единообразного определения распространения видов, распространенных вокруг земной оси как в высоких, так и в низких широтах, уместнее использовать предложенный К. Б. Городковым (1984) термин «циркум ареал».

---

[5] Отождествление характера географо-генетического распределения видов с их ареалами (Лазаренко, 1956) представляется некорректным, поскольку ареал у каждого вида один и он полностью соответствует его существующему географическому распространению.

На основании вышесказанного во флоре печеночников о-ва Большевик выделены следующие широтные группы: арктическая, арктомонтанная и полизональная, с 4 вариантами — голарктическим, омниголарктическим, биполярным и космополитным. Для характеристики долготного распространения используются традиционные секторальные долготные выделы (сибирский, азиатско-западноамериканский и гренландско-евразиатский), а для характеристики более или менее сплошного долготного распространения — понятие циркум ареала.

Результаты и обсуждение

Таксономический и номенклатурный комментарий

Вопросы понимания объема и родства таксономических единиц и анализа флоры, на первый взгляд, представляются противоречивыми,[6] однако являются взаимосвязанными, поскольку только верно выделенные таксономические единицы могут служить основой для выявления путей и закономерностей формирования флоры. Определение объема и родства таксономических групп базируется на филогенетических исследованиях, которые в ряде случаев еще не проведены. До последнего времени среди гепатикологов нет единого мнения по вопросу понимания объема видов, родов и надродовых таксонов печеночников, что является препятствием для сопоставления результатов анализа, проведенного разными исследователями. Вместе с тем новые систематические изыскания неизбежно ведут к номенклатурным переменам, подчиненным правилам Кодекса ботанической номенклатуры.

Вышеуказанные причины обусловили определенные несогласования названий видов и понимания объема видов, родов и надродовых таксонов в работах по флоре печеночных мхов острова (Андреев и др., 1993; Потемкин, 1999; Potemkin, 2000). Таксономические преобразования, связанные с изменением статуса или названия на уровне вида, отмечены в табл. 2. Особо следует оговорить изменения, связанные с трактовкой семейств *Jungermanniaceae* и *Lophoziaceae*. В последние годы сем. *Jungermanniaceae* понималось вслед за R. M. Schuster (1979, 1984) в широком смысле, с включением в него сем. *Lophoziaceae* в ранге подсемейства (Potemkin,

---

[6] Противоречие заключается в постоянных неудобствах, возникающих в ходе флористического анализа, вследствие новых систематических изысканий и вызванных ими таксономических пертурбаций.

2000). Исследование эволюции родов, относимых к семействам *Jungermanniaceae* и *Lophoziaceae*, свидетельствует о необходимости выделения рода *Leiocolea* (Müll. Frib.) H. Buch из *Lophozia* (Dumort.) Dumort. и обособления сем. *Jungermanniaceae* и *Lophoziaceae* с изменением их объема. К сем. *Jungermanniaceae* должны быть отнесены роды *Leiocolea*, *Gymnocolea* (Dumort.) Dumort. и *Mesoptychia* (Lindb.) A. Evans, ранее рассматривавшиеся в составе сем. *Lophoziaceae* (Потемкин, 2003). Объем северных родов сем. *Lophoziaceae* следует, по-видимому, рассматривать в более узком смысле, с выделением в качестве отдельного рода *Schistochilopsis* (Kitag.) Konstantinova (Чернядьева, Потемкин, 2003; Потемкин, 2004а), ранее рассматривавшегося в качестве подрода *Lophozia*.

Анализ флоры

Таксономический состав и структура флоры. В настоящее время для о-ва Большевик известен 51 вид, относящийся к 22 родам и 13 семействам. *Cephaloziella divaricata*, *Scapania hyperborea* и *S. lingulata* указываются для данной территории впервые.

Все виды относятся к порядку *Jungermanniales* H. Klinggr., за исключением *Aneura pinguis* из сем. *Aneuraceae* порядка *Metzgeriales* Chalaud. Маршантиевые печеночники из порядка *Marchantiales* Limpr. подкласса *Marchantiidae* не найдены, хотя некоторые из них встречались в других высокоширотных районах Арктики (Schuster et al., 1959; Жукова, 1973; Konstantinova, Potemkin, 1996).

Спектр ведущих семейств (5 и более видов) очень беден и включает лишь 4 семейства: *Lophoziaceae* (15 видов), *Scapaniaceae* (14), *Gymnomitriaceae* (6) и *Cephaloziellaceae* (5). Два самых богатых семейства (*Lophoziaceae* и *Scapaniaceae*) содержат более половины (56.9 %) видового состава печеночников острова, что характерно и для других арктических флор. Вместе с семействами *Gymnomitriaceae* и *Cephaloziellaceae* они объединяют почти 80 % видов. К семействам *Cephaloziaceae* и *Jungermanniaceae* относятся по 2 вида, к остальным — по одному. Самый богатый род печеночников во флоре о-ва Большевик — *Scapania* (14 видов). Он вдвое богаче рода *Lophozia* (7 видов). Вместе они объединяют 41 % видов. Следующие 3 рода образуют ряд с уменьшением на 1 вид: *Cephaloziella* (5), *Barbilophozia* (4), *Gymnomitrion* (3). В сумме 5 ведущих родов с числом видов выше среднего (2.3) объединяют 65.4 % всей флоры. По 2 вида в родах *Anastrophyllum* и *Marsupella* и по 1 в остальных 14.

Во флоре острова выявлены 6 видов и 1 разновидность, отсутствующие в арктических тундрах и полярных пустынях Таймыра (см.: Жукова, Матвеева, 2000): *Marsupella arctica* — массовый на сырых подгорных шлейфах в окрестностях полярной станции Солнечная и легко диагностируемый вид, а также достаточно редкие и трудно определяемые *Anastrophyllum cavifolium*, *Gymnomitrion apiculatum*, *Lophozia excisa* var. *succulenta*, *Scapania lingulata*, *S. matveyevae* и *S. zemliae*. В отличие от о-ва Большевик, на мысе Челюскин п-ова Таймыр, также расположенного в зоне полярных пустынь, не выявлено ни одного специфичного для флоры Таймыра вида (Благодатских и др., 1979; Жукова, Матвеева, 2000).

По сравнению с подзоной арктических тундр Таймыра (Жукова, Матвеева, 2000) флора о-ва Большевик значительно беднее. В ней отсутствуют представители подкласса *Marchantiidae* (сем. *Marchantiaceae* (Bisch.) Lindl.: *Marchantia* L. и *Preissia* Corda; *Aytoniaceae* Cavers: *Asterella* P. Beauv.; *Cleveaceae* Cavers: *Athalamia* Falconer, *Peltolepis* Lindb. и *Sauteria* Nees) и целого ряда родов и семейств подкласса

Jungermanniidae (*Frullaniaceae* Lorch: *Frullania* Raddi; *Lophoziaceae*: *Schistochilopsis*; *Myliaceae* Schljakov: *Mylia* Gray; *Pallaviciniaceae* Mig.: *Moerckia* Gottsche; *Cephaloziaceae*: *Pleurocladula* Grolle; *Geocalycaceae* H. Klinggr.: *Chiloscyphus* Corda; *Jungermanniaceae*: *Gymnocolea*, *Nardia* Gray и *Mesoptychia*). Кроме того, ряд выявленных во флоре арктических тундр Таймыра видов *Anastrophyllum*, *Cephalozia* (Dumort.) Dumort., *Jungermannia* L., *Leiocolea*, *Lophozia*, *Tritomaria* Schiffn. ex hoeske также не обнаружен на о-ве Большевик.

Отсутствие во флористическом списке острова преимущественно кальцефильных видов маршантиевых печеночников, а также родов *Frullania*, *Leiocolea*, *Mesoptychia*, *Moerckia* и некоторых других связано, скорее всего, с отсутствием на острове выходов известняков. В такой эдафической ситуации кальцефильные печеночники если и встречаются, то очень редко, как это было отмечено на п-ове Ямал (Potemkin, 1993).

Примечательно, что на о-ве Большевик не выявлено 30 известных с севера Таймыра видов, не связанных с известьсодержащими субстратами: *Anastrophyllum sphenoloboides* R. M. Schust., *Barbilophozia floerkei* (F. Weber et D. Mohr) Loeske, *B. hatcheri* (A. Evans) Loeske, *B. kunzeana* (Huebener) Müll. Frib., *B. lycopodioides* (Wallr.) Loeske, *Cephalozia pleniceps* (Austin) Lindb., *Cephaloziella spinigera* (Lindb.) Warnst. (=*C. subdentata* Warnst.), *Chiloscyphus fragilis* (A. Roth) Schiffn., *Diplophyllum taxifolium* (Wahlenb.) Dumort., *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dumort., *Jungermannia hyalina* Lyell, *J. jenseniana* Grolle, *J. obovata* Nees, *J. pumila* With., *Lophozia heteromorpha* R. M. Schust. et Damsh., *L. sudetica* (Nees ex Huebener) Grolle, *Nardia geoscyphus* (De Not.) Lindb., *Marchantia polymorpha* L. subsp. *ruderalis* Bischl. et Boisselier (=approx. *M. polymorpha* auct.), *Marsupella emarginata* (Ehrh.) Dumort., *Mylia anomala* (Hook.) Gray, *Odontoschisma elongatum* (Lindb.) A. Evans, *Pleurocladula albescens* (Hook.) Grolle, *Scapania kaurinii* Ryan, *S. ligulifolia* R. M. Schust., *S. spitsbergensis* (Lindb.) Müll. Frib., *S. subalpina* (Nees ex Lindenb.) Dumort., *S. uliginosa* (Sw. ex Lidenb.) Dumort., *Schistochilopsis incisa* (Schrad.) Konstantinova, *S. opacifolia* (Culm. ex Meyl.) Konstantinova, *Tritomaria exsectiformis* (Breidl.) Loeske. Отсутствие этих видов во флоре о-ва Большевик мы не можем объяснить иначе, чем суровыми климатическими условиями и редкой встречаемостью большинства из них в Арктике.

По сравнению с флорой Таймыра в пятерку ведущих по числу видов семейств о-ва Большевик не входит сем. *Cephaloziaceae*. Резкое снижение участия во флоре острова сем. *Cephaloziaceae* обусловлено обеднением видового состава рода *Cephalozia*. Подобная закономерность прослеживается и в других высокоарктических флорах: Земли Франца-Иосифа (Жукова, 1973; Konstantinova, Potemkin, 1996), северной части о-ва Элсмир (Schuster et al., 1959), о-ва Октябрьской Революции (Потемкин, 2004б). Кроме того, в исследованной флоре отсутствуют 10 семейств, 5 из которых — *Pelliaceae* H. Klinggr., *Blasiaceae* H. Klinggr., *Herbertaceae* Müll. Frib. ex Fulford et Hatcher, *Calypogeiaceae* (Müll. Frib.) Arnell, *Ricciaceae* Rchb. — представлены на полуострове редкими печеночниками, встречающимися только в южной части тундровой зоны. Виды остальных 5 семейств (*Aytoniaceae*, *Cleveaceae*, *Geocalycaceae*, *Marchantiaceae*, *Pallaviciniaceae*) найдены на Таймыре даже в подзоне арктических тундр.

Сопоставление спектров ведущих семейств о-ва Большевик и п-ова Таймыр показывает, что их видовое богатство в высокой Арктике (о-в Большевик) изменяется неравномерно: наиболее значительно оно уменьшается в *Cephaloziaceae* (в 5 раз) и *Lophoziaceae* s. str. (в 2.2), слабее — в *Cephaloziellaceae* (в 1.8) и *Scapaniaceae* (в 1.4 раза), а в *Gymnomitriaceae* даже увеличивается на 1 вид (*Gymnomitrion apiculatum*). Кроме того, установлены следующие существенные отличия родового спектра о-ва Большевик: отсутствие рода *Schistochilopsis*, представленного во флоре Таймыра 4 видами; сокращение числа видов *Cephalozia* и *Jungermannia* — в 6, а *Leiocolea* — в 5 раз (в них остается по 1 виду), более чем в 2 раза — в *Barbilophozia* (в 2.25), менее чем в 2 — в *Cephaloziella* (в 1.8), *Lophozia* (в 1.6) и *Scapania* (в 1.3). Только в роде *Gymnomitrion* выявлено на 1 вид больше. Непропорциональное изменение богатства различных родов и семейств может быть объяснено, с одной стороны, различной степенью физиологической адаптированности видов к переживанию экстремальных условий существования в высокой Арктике, а с другой — их разной способностью к освоению микрониш, определяющей возможность «укрываться» от этих суровых условий.

Богатство. Видовое богатство печеночников острова (51 вид) составляет 41 % от флоры печеночников тундровой зоны Таймыра, где выявлено 127 видов, и около 60 % — подзоны арктических тундр полуострова. Видовое разнообразие всей флоры острова, выявленной в 7 пунктах, того же порядка или беднее конкретных флор Таймыра, в которых отмечалось от 48 до 71 вида (Жукова, Матвеева, 2000).

Самая богатая конкретная флора о-ва Большевик (43 вида) — в бухте Солнечная. Здесь встречено 16 видов, которые более на острове нигде не найдены, и отсутствуют 9 печеночников, известных из северных районов острова (*Arnellia fennica*, *Cephaloziella arctogena*, *Lophozia* cf. *pellucida*, *Plagiochila asplenioides* subsp. *porelloides*, *Scapania curta*, *S. lingulata*, *S. undulata*) и р. Голышева (*S. lingulata* и *C. divaricata*). Богатство остальных 6 конкретных флор заметно ниже (табл. 2).

Флора печеночников о-ва Большевик, по-видимому, является самой богатой среди региональных флор полярных пустынь в циркумполярном масштабе. Данных по флоре печеночников этой зоны очень мало и большинство из них относится к Российской Арктике. На островах Канадского арктического архипелага или их участках, относящихся к полярным пустыням, печеночники отсутствуют или чрезвычайно редки вследствие высокой карбонатности, обусловленной широким распространением доломитов (Матвеева, неопубликованные данные). Для Земли Франца-Иосифа известно 36 видов (Жукова, 1973; Konstantinova, Potemkin, 1996), в том числе 14 видов и 1 подвид, не найденные на о-ве Большевик (*Barbilophozia rubescens* (R. M. Schust. et Damsh.) Kartt. et Söderst., *Cephalozia pleniceps*, *Cephaloziella polystratosa* (R. M. Schust. et Damsh.) Konstantinova, *Jungermannia pumila*, *Leiocolea collaris* (Nees) Schljakov, *L. gillmanii* (Austin) A. Evans, *Lophozia rubrigemma* R. M. Schust., *L. sudetica*, *Marchantia polymorpha* subsp. *montivagans* Bischl. et Boisselier (= approx. *M. alpestris* (Nees) Burgeff), *Barbilophozia floerkei*, *Plagiochila asplenioides* subsp. *arctica* (Bryhn et Kaal.) R. M. Schust., *Scapania ligulifolia*, *S. spitsbergensis* (Lindb.) Müll. Frib., *Schistochilopsis grandiretis* (Lindb. ex Kaal.) Konstantinova, *Tritomaria heterophylla* R. M. Schust.). Для о-ва Октябрьской Революции, более северного крупного острова архипелага Северная Земля, выявлено только 15 видов, в том числе известный для архипелага только с этого острова *Scapania ligulifolia* (Потемкин, 2004б). Из 33 видов мыса Челюскин на Северной Земле не найдено 8 как обычных на Таймыре *Barbilophozia kunzeana*, *Frullania nisquallensis* Sull., *Lophozia sudetica*, *Mesoptychia sahlbergii*, так и относительно редких — *Leiocolea badensis* (Gottsche) Jørg., *Odontoschisma elongatum*, *Tritomaria exsetiformis*, *T. scitula* (Taylor) Jørg.

Таким образом, всего в полярных пустынях североземельского сектора выявлено 60 видов печеночников. Подавляющее большинство видов Северной Земли обнаружено на о-ве Большевик, флора которого составляет около 2/3 выявленного видового состава флоры полярных пустынь.

Географический анализ

Печеночники о-ва Большевик относятся к 3 географическим элементам — арктическому (9 видов), арктомонтанному (22) и полизональному (20), которые подразделяются на собственно арктический (8 видов) и арктический биполярный (*Scapania obcordata*); арктомонтанный голарктический (19 видов) и биполярный (*Cephaloziella varians*, *Gymnomitrion concinnatum* и, возможно, *Lophozia jurensis*[7]); полизональный голарктический (13 видов), омниголарктический (*S. undulata*), биполярный (*Anastrophyllum minutum*, *Blepharostoma trichophyllum*, *L. excisa*, *Ptilidium ciliare*) и космополитный (*Aneura pinguis* и *C. divaricata*).

Показательно, что все арктические печеночники о-ва Большевик (*Anastrophyllum cavifolium*, *Barbilophozia hyperborea*, *Cephaloziella uncinata*, *Lophozia excisa* var. *succulenta*, *Lophozia* cf. *pellucida*, *L. polaris*, *Radula prolifera*, *Scapania matveyevae*, *S. obcordata*, *S. zemliae*) низкоактивны, встречаются спорадически или редко и не принимают существенного участия в формировании растительного покрова. Это может быть объяснено сравнительно недавним, с эволюционной точки зрения, возникновением арктических видов и занятостью большинства их ниш более древними печеночниками, относящимися к арктомонтанному и полизональному элементам.

Большинство видов (47 или 92 %) имеют более или менее отчетливые циркум ареалы. Из четырех остальных видов *Scapania matveyevae* известен только с о-ва Большевик и его ареал рассматривается как сибирский (Potemkin, 2000), *Radula prolifera* характеризуется азиатско-западноамериканским, *Prasanthus suecicus* — гренландско-евразиатским, а *S. zemliae* — неясным долготным распространением (Константинова, 2000).

Встречаемость и обилие

Из 51 вида печеночников о-ва Большевик 34 (66 %) относятся к категории очень редких (18) и редких (16).[8] Спорадически встречаются 14 видов. Некоторые из них распределены в ландшафте достаточно равномерно (например, *Tritomaria quinquedentata* и *Blepharostoma trichophyllum*), другие приурочены к одному или близким по экологии типам сообществ, как например, *Scapania crassiretis*, *S. simmonsii*, *Marsupella arctica*, которые найдены только в сообществах сырых подгорных шлейфов. Видов с высокой встречаемостью всего 3: *Anthelia juratzkana*, *Cephaloziella varians* и *Gymnomitrion corallioides*, из которых последний отнесен к категории очень частых. На приморской равнине в южной части острова этот вид растет во всем диапазоне экологических условий: от относительно сухих малоснежных и выступающих элементов ландшафта до сырых и холодных мест с долгим лежанием снега, нередко покрывая сотни квадратных метров.

Высокое обилие (балл 3 в табл. 2) в разных сообществах, кроме *G. corallioides*, имеет *Cephaloziella varians*, в 2 близких по составу ассоциациях на сырых подгорных шлейфах — *Marsupella arctica* и *Scapania crassiretis*. Два последних вида, как и *G. corallioides*, образуют сплошные ковры и вполне соответствуют определению доминантов растительного покрова. Обилие и встречаемость *C. varians*, который в ряде сообществ буквально пронизывает всю моховую дернину, скорее всего, занижены, поскольку этот вид не так бросается в глаза, как *M. arctica* и *S. crassiretis*. Еще 12 видов образуют небольшие чистые дернинки, но большого обилия в растительных сообществах не имеют (балл 2). К ним относятся как частые (*Anthelia juratzkana*) и спорадически встречающиеся (*Anastrophyllum minutum*, *Barbilophozia quadriloba*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Ptilidium ciliare*, *Tetralophozia setiformis*, *Tritomaria quinquedentata*), так и редкие (*Aneura pinguis*, *S. simmonsii*) виды. В эту группу включен и *Gymnomitrion concinnatum*, трудно идентифицируемый в поле при произрастании вместе с *G. corallioides* и определенный лишь в образцах, где он попадался реже, чем последний вид. Не исключено, что в природе его обилие и встречаемость выше. *S. undulata* был собран только на севере острова в оз. Предгорное, расположенном в нижнем течении р. Базовой у залива Ахматова, в моховой группировке в воде близ берега (Андреев и др., 1993), где образовывал обширное покрытие и рос в примеси к *Warnstorfia sarmentosa* (=*Calliergon sarmentosum*). Остальные виды встречались преимущественно отдельными стеблями и пучками среди мхов.

---

[7] По данным V. A. Bakalin (2003), *Lophozia jurensis* не отличается от ранее описанной с о-ва Южная Георгия, Антарктика, *L. propagulifera* (Gottsche) Steph. и является провизорным синонимом этого вида. Типовой материал нами изучен не был.

[8] Все расчеты по табл. 2 выполнены на уровне вида.

Общие и специфические черты флоры печеночников и листостебельных мхов о-ва Большевик

Сопоставление данных по флоре листостебельных мхов (Афонина, Матвеева, 2003) и печеночников острова свидетельствует о значительной общности закономерностей, выявленных для обеих групп. Для них характерно сложение флоры видами арктической фракции (52.5 и 61 % соответственно) и полизональными (45.8 и 39.2 %). Подавляющее большинство видов (95 и 92 %) имеют циркум ареалы. Как для мхов, так и для печеночников, отмечено значительное обеднение на всех уровнях таксономической иерархии по сравнению с флорой Таймыра. Для печеночников острова отмечена значительно меньшая доля видов с биполярным (17.6 против 29 %) и омниголарктическим (0.5 против 5 %) распространением. Эти отличия обусловлены, прежде всего, биологическими особенностями обеих групп, связанными с их репродуктивной стратегией и возможностями распространения диаспор.

Сопоставление встречаемости и обилия показывает, что у печеночников в отличие от листостебельных мхов не наблюдается корреляция обилия наиболее частых видов с их встречаемостью (табл. 2). У мхов все виды с баллом обилия 3 имеют встречаемость часто и очень часто. Это может быть связано с разной способностью обеих групп к заселению субстрата, обусловленной, в частности, большим развитием у мхов протонемы. Она формирует во многих случаях не одну, а несколько почек и соответственно побегов и обусловливает клоновую форму роста, что определенно сказывается на большем обилии мхов по сравнению с печеночниками.

Другой особенностью печеночников о-ва Большевик по сравнению с листостебельными мхами является иное соотношение групп с разной встречаемостью: значительно меньшая доля частых (3.9 против 11.7 %) и очень частых (1.9 против 5 %) видов, бóльшая доля спорадически встречающихся (27.5 против 15.8 %) при сравнительно близких долях видов, отмеченных до 10 раз, т. е. редко и очень редко (31.3 + 35.3 = 66.6 у печеночников против 38.3 + 29.2 = 67.5 % у листостебельных мхов соответственно). Примечательно, что доля очень редких печеночников близка к доле редких, тогда как у мхов число очень редких видов превосходит число редких на 11 видов, или 9 %.[9]

---

[9] В статье по листостебельным мхам острова (Афонина, Матвеева, 2003: табл. 2) к категории «очень редкие» (ОР) ошибочно отнесены виды, встреченные 4 раза, что соответствует категории «редкие» (Р). В приведенных выше расчетах эти виды учтены как редкие.

У 22 видов печеночников о-ва Большевик (43 %) отмечены репродуктивные образования. Кроме того, 9 видов (17.6 %) собраны с защитными образованиями развивающегося спорофита — в основном с периантиями, из них 2 (3.9 %), *Gymnomitrion corallioides* и *G. concinnatum*, — со спорофитами. У 4 видов (7.8 %) отмечены андроцеи, у 14 (27.5 %) — выводковые почки. В сравнительном плане: на Земле Франца-Иосифа (Жукова, 1973) все печеночники стерильные, 14 (41.2 %) из 34 видов — с выводковыми почками; на п-ове Таймыр 51 вид (40.2 %) встречен с защитными образованиями развивающегося спорофита, включая 22 (17.3 %) со спороношением, а 42 (33.1 %) с выводковыми почками. Таким образом, по мере продвижения к полюсу под влиянием суровых климатических условий происходит подавление полового процесса у печеночников. Вместе с тем во флоре увеличивается доля видов, размножающихся вегетативно выводковыми почками.

Заключение

Печеночники о-ва Большевик — самая бедная из изученных групп по числу видов. По сравнению с сосудистыми растениями (Сафронова, 1993), листостебельными мхами (Афонина, Матвеева, 2003) и лишайниками (Журбенко, неопубликованные данные) их меньше в 1.25, 2.3 и 4.2 раза соответственно. Выявленный видовой состав печеночников о-ва Большевик (51 вид) включает подавляющее большинство видов, известных для Северной Земли и составляет около 2/3 видового состава флоры полярных пустынь.

Характерными чертами флоры печеночников о-ва Большевик по сравнению с флорой п-ова Таймыр являются значительное обеднение ее таксономического состава и снижение разнообразия географического спектра, представленного арктомонтанными, полизональными и арктическими видами, имеющими в основном циркум ареалы. Особенностью флоры печеночников острова по сравнению с листостебельными мхами является значительно меньшая доля видов с биполярным и омниголарктическим распространением. В отличие от флоры Таймыра во флоре печеночников о-ва Большевик существенно изменяются встречаемость и обилие видов, что проявляется, прежде всего, в значительном усилении ценотической роли *Gymnomitrion corallioides*, *Cephaloziella varians* и *Anthelia juratzkana* и ослаблении — *Ptilidium ciliare*, *Anastrophyllum minutum*. Для печеночников полярных пустынь характерны подавление полового процесса и сохранение во флоре все большего числа видов, размножающихся выводковыми почками.

Благодарности

Авторы выражают свою искреннюю признательность руководству Северо-Земельской партии ЦАГРЭ (Норильск) А. Г. Листкову, В. А. Ишкову, А. Н. Островерхову, Ю. А. Страхову и многим другим геологам и рабочим партии, благодаря поддержке которых стало возможным проведение полевых исследований на о-ве Большевик. Мы благодарны О. Л. Макаровой (ИПЭЭ РАН, Москва) и Л. Л. Заноха (БИН РАН, С.-Петербург) за помощь в работе. Мы глубоко признательны И. В. Чернядьевой (БИН РАН) за внимательное прочтение первого варианта рукописи и конструктивную критику.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 00-04-49439 и 03-04-49400), Совета по поддержке ведущих научных школ (рук. академик РАН Ю. И. Чернов) и программы «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 142 с.

Андреев М. П., Афонина О. М., Потемкин А. Д. Мохообразные и лишайники островов Комсомолец и Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 69—79.

Афонина О. М., Матвеева Н. В. Мхи острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 1—24.

Большиянов Д. Ю., Макеев В. М. Архипелаг Северная Земля. Оледенение, история развития природной среды. СПб., 1995. 216 с.

Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В. Листостебельные и печеночные мхи мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 54—60.

Городков К. Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР. Л., 1984. С. 3—20.

Жукова А. Л. Печеночные мхи полярных пустынь Земли Франца Иосифа: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1973. 141+xiv с.

Жукова А. Л., Матвеева Н. В. Печеночники Таймыра // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 11. С. 42—62.

Константинова Н. А. Анализ ареалов печеночников Севера Голарктики // Arctoa. 2000. Т. 9. С. 29—94.

Короткевич Е. С. Растительность Северной Земли // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 5. С. 644—663.

Короткевич Е. С. Полярные пустыни. Л., 1972. 420 с.

Лазаренко А. С. Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радяньского Далекого Сходу // Бот. журн. АН УРСР. 1956. № 1. С. 31—40.

Потемкин А. Д. К флоре печеночников острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Новости сист. низш. раст. 1999. Т. 33. С. 185—190.

Потемкин А. Д. К вопросу о путях эволюции и объеме семейств *Jungermanniaceae* и *Lophoziaceae* (*Hepaticae*) // Ботанические исследования в Азиатской России. Барнаул, 2003. Т. 1. С. 214—216.

Потемкин А. Д. О систематическом положении и таксономическом статусе родов *Schistochilopsis* (Kitag.) Konstantinova и *Obtusifolium* S. W. Arnell (*Lophoziaceae*, *Hepaticae*) // Новости сист. низш. раст. 2004а. Т. 38. (В печати).

Потемкин А. Д. Первые данные о печеночниках (*Hepaticae*) острова Октябрьской Революции (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 2004б. Т. 89. № 8. С. 1364—1369.

Сафронова И. Н. О флоре острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 79—84.

Таймыро-Североземельская область. Л., 1970. 373 с.

Чернядьева И. В., Потемкин А. Д. К флоре мохообразных юго-западной Камчатки (российский Дальний Восток) // Arctoa. 2003 [2004]. Т. 12. С. 59—74.

Afonina O. M., Czernyadjeva I. V. Mosses of the Russian Arctic: check-list and bibliography // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 99—142.

Andreev M., Kotlov Yu., Makarova I. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. 1996. Vol. 99. N 2. P. 137—169.

Bakalin V. A. A preliminary check-list of the hepatics of Kamchatka Peninsula (Russian Far East) // Arctoa. 2003. Vol. 12. P. 83—90.

Konstantinova N. A., Potemkin A. D. Liverworts of the Russian Arctic: an annotated check-list and bibliography // Arctoa. 1996. Vol. 6. P. 125—150.

Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Schljakov R. N. Check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 87—127.

Potemkin A. D. The *Hepaticae* of the Yamal Peninsula, West Siberian Arctic // Arctoa. 1993. Vol. 2. P. 57—101.

Potemkin A. D. An updated list of liverworts of the Severnaya Zemlya Archipelago (East Siberian Arctic) with description of a new species, *Scapania matveyevae* // Arctoa. 2000. Vol. 9. P. 95—100.

Schuster R. M. The phylogeny of the *Hepaticae* / Ed. by G. C. Clarke, J. G. Duckett. Bryophyte systematics. Systematics Association. 1979. Vol. 14. P. 41—82.

Schuster R. M. Evolution, phylogeny and classification of the *Hepaticae* / Ed. by R. M. Schuster. New Manual of Bryology. Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, 1984. Vol. 2. P. 892—1070.

Schuster R. M., Steere W. C., Thomson J. W. The terrestrial cryptogams of Northern Ellesmere Island // Natl. Mus. Canada Bull. 1959. N 164. P. 1—132.

Sekretareva N. A. The vascular plants of the Russian Arctic and adjacent territories. Pensoft, Sofia—Moscow, 1999. 160 p.

SUMMARY

Liverwort flora of Bolshevik Isl. (Severnaya Zemlya Archipelago) is the best studied among the other regional floras of the polar desert zone. 51 species of 22 genera and 13 families of subclass *Jungermanniideae* (50 species of *Jungermanniales* and *Aneura pinguis* of *Metzgeriales*) are recorded for the island. Three species (*Cephaloziella divaricata*, *Scapania hyperborea*, *S. lingulata*) are new as compared to 3 previous publications. The majority of species (31 or 60.8 %) are ascribed to the arctic group, including 9 arctic and 22 arctic mountain species. The other 20 (39.2 %) species have various polyzonal distribution (holarctic, omniholarctic, bipolar, and cosmopolitan). Absolutely predominant are species with circumpolar ranges (47 or 92.1 %). The regional liverwort flora of the Bolshevik Isl. is about 40 % of the flora of the tundra zone of adjacent and geologically common with the island territory of the Taymyr Peninsula: a number of families and genera are lacking, the mean species richness is lower, and the total number of species for the whole island with the area of more than 10 000 km^2 is comparable or lower than in any local flora of Taymyr, having the area about 100 km^2. Noteworthy that species number in the genera *Cephalozia* and *Jungermannia* is 6 times lower and in *Leiocolea* — 5 times lower, whereas in *Barbilophozia* — 2.25, *Cephaloziella* — 1.8, *Lophozia* — 1.6, and *Scapania* — only 1.3 times lower in Bolshevik Isl. in comparison with Taymyr. The principal changes of the species abundance and frequency are mentioned in comparison with Taymyr. Most abundant and frequent species on Bolshevik Isl. are *Gymnomitrion corallioides*, *Cephaloziella varians*, and in less extent, *Anthelia juratzkana*. Suppression of sexual reproduction and increasing of percentage of species disseminated via gemmae (genera *Scapania* and *Lophozia*, mainly), caused by severe climatic conditions, is characteristic of the liverworts of the island as well as of other regions of the polar desert zone.

УДК 581.526.42

© В. И. Василевич, Т. В. Бибикова

ЕЛЬНИКИ КИСЛИЧНЫЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. I. VASILEVICH, T. V. BIBIKOVA. WOOD SORREL SPRUCE FORESTS
N EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 21.04.200

В группе ассоциаций ельники кисличные, которая характеризуется высоким обилием в травяном ярусе кислицы, выделены четыре ассоциации. От группы черничных ельников кисличные отличаются более богатыми почвами, что связано с лучшими условиями дренажа. Асс. Oxalido–Piceetum преобладает на плакорах в подзоне южной тайги. Она не имеет дифференциальных видов внутри данной группы ассоциаций. В этой ассоциации выделены субассоциации dryopteridetosum carthusianae и dryopteridetosum austriacae. Асс. Athyrio -Piceetum отличается присутствием большой группы гигромезофитов. Асс. Gymnocarpio–Piceetum — северная ассоциация относительно богатых ельников. Она распространена преимущественно в подзонах северной и средней тайги. Асс. Aegopodio–Piceetum характеризуется высоким обилием в травяном ярусе неморальных видов, каждый из которых имеет среднее постоянство, но в целом они становятся содоминантом кислицы.

Ключевые слова: еловые леса, ельники кисличные, классификация растительности, растительная ассоциация.

В. Н. Сукачев (1931) помещал ельники с высоким покрытием в травяном ярусе кислицы в группу ассоциаций ельники зеленомошные. По мере того как накапливались материалы по разнообразию еловых лесов, оказалось, что эта группа ассоциаций очень разнообразна и включает ассоциации, сильно различающиеся по флористическому составу и богатству почв. В обзоре еловых лесов России Л. П. Рысин и Л. И. Савельева (2002) выделили группу ассоциаций ельники кисличные с семью ассоциациями. От группы черничных ельников кисличные отличаются, прежде всего, более богатыми почвами. Это богатство почвы создается главным образом за счет лучшего дренажа почв, отсутствия застоя влаги в верхнем горизонте почвы, что обеспечивает более интенсивное разложение опада. В ряду ельник неморальный— ельник кислично-черничный—ельник черничный ухудшается аэрация почвы и усиливается подзолообразование, увеличивается оторфованность подстилки и ухудшается режим снабжения растений питательными веществами, прежде всего азотом и фосфором (Орлов и др., 1974). Чернично-зеленомошные ельники развиваются на грубогумусных подзолах и подзолистых почвах, а ельники кисличные — на модергумусных подзолистых почвах, которые характеризуются более быстрым разложением и гумификацией опада с образованием гумусового горизонта (Чертов, 1981).

Ельник кисличный (Oxalido–Piceetum)

Ельник кисличный — одна из самых широко распространенных ассоциаций ельников. Она является преобладающей ассоциацией ельников на плакорах в подзоне южной тайги. А. П. Шенников (1933) считал эту ассоциацию наиболее характерной для южнотаежной подзоны. Часто встречается ельник кисличный и в подзоне хвойно-широколиственных лесов, но там он обогащается видами широколиственных лесов и постепенно замещается неморальнотравными ельниками. В нашем распоряжении было около 300 описаний этой ассоциации из областей Северо-Запада (Ленинградской, Новгородской, Псковской), Вологодской, Кировской, Карелии и ряда других. Такое число описаний позволило провести анализ некоторых подразделений массива описаний кисличников для выявления внутренней неоднородности этой ассоциации (см. таблицу).

Средняя сомкнутость крон в этой ассоциации составляет 0.7. В древостое при доминировании ели значительную примесь (0.2 по числу стволов) дает береза (*Be-*

Фитоценотическая таблица ельников кисличной группы

	Oxalido—Piceetum						Athyrio—Piceetum		Gymnocarpio—Piceetum		Aegopodio—Piceetum	
	typicum		dryopteridetosum austriacae		dryopteridetosum carthusianae							
Число описаний	271		25		4		33		12		107	
Сомкнутость крон	0.7		0.7		0.7		0.7		0.7		0.7	
Древостой												
Picea abies	0.8	100	0.9	100	0.8	4	0.9	100	0.8	100	0.8	100
Populus tremula		37	0.1	28	0.1	2	0.1	42	0.1	75	0.1	47
Betula pendula	0.2	74		64	0.1	4		58	0.1	83	0.1	60
Alnus incana		12		12		1		12				14
A. glutinosa		3		8		1		9				1
Sorbus aucuparia		10		12		2		12				9
Pinus sylvestris		30		18		1		3		17		18
Подрост												
Picea abies	6	88	6	100	9	4	3	85	3	83	4	79
Populus tremula		24		16		1		18		33		23
Acer platanoides		11		8		1		12				20
Betula pendula		10		20				12		8		9
Quercus robur		12		8				9				16
Подлесок												
Sorbus aucuparia	4	96	2	96	1	4	1	97	3	100	5	95
Frangula alnus	1	33		12		2		30			1	36
Padus avium		18		28				27		17		32
Rosa acicularis		4		12				3		25		3
Ribes nigrum		1		8				12				5
Viburnum opulus		9		8				21				20
Sambucus racemosa		5						12		8	1	7
Corylus avellana		11		12		1		9			1	42
Lonicera xylosteum	1	19		20				27			2	62
Daphne mezereum		8		8				9		8		28
Травяной ярус												
Oxalis acetosella	52	100	26	96	13	4	21	100	17	100	32	95
Calamagrostis arundinacea	1	51	1	56	5	4	1	55	3	92	1	54
Solidago virgaurea	1	75	1	80	2	4		48	1	92	1	73
Rubus saxatilis	3	72	1	60	4	2	3	64	2	83	5	70
Dryopteris carthusiana	1	84	2	56	35	4	5	88	1	67	1	74
Geranium sylvaticum	1	18		8		1		36		25	1	44

Продолжение таблицы

	Oxalido—Piceetum						Athyrio—Piceetum		Gymnocarpio—Piceetum		Aegopodio—Piceetum	
	typicum		dryopteridetosum austriacae		dryopteridetosum carthusinae							
Число описаний	271		25		4		33		12		107	
Сомкнутость крон	0.7		0.7		0.7		0.7		0.7		0.7	
Convallaria majalis	1	32		20		1		30	1	50	2	46
Rubus idaeus	2	55	1	64	4	3	3	79		25	1	63
Paris quadrifolia		39		32		1		73		42		61
Viola riviniana		40		20				30		42		49
Hieracium murorum		10								8		7
Luzula pilosa	1	84		72		4		55		58		64
Deschampsia cespitosa		34		20	2	2		33		25		23
Avenella flexuosa	1	27		20		2		9		33		2
Melampyrum sylvaticum		27		12		1		9		33		12
Milium effusum		18		56	2	3		42		17		23
Veronica officinalis		14		4				6				11
Equisetum pratense	1	13		24				12		8		25
Orthilia secunda		38		12		1		15		25		18
Vaccinium myrtillus	3	74	3	76		2	1	51	1	75		45
V. vitis-idaea	1	58		40	3	2		30	1	100		27
Maianthemum bifolium	3	92	2	96	2	4	1	91	3	100	1	74
Trientalis europaea	1	84		80	1	3		70		100		41
Dryopteris austriaca	1	22	40	100	1	1	4	33		42	1	12
Equisetum sylvaticum	1	41	2	64	1	3	1	52		42		38
Phegopteris connectilis		8	2	48	1	2	1	45		42		10
Athyrium filix-femina	1	41	7	80	1	3	40	100	2	50	2	52
Aconitum septentrionale		5		16			1	21		33		12
Stellaria nemorum	1	22	1	36			3	58			1	28
Crepis paludosa		9		16	1	2		42				23
Angelica sylvestris		25		24		2		42		33		35
Circaea alpina		11		4		1		39				11
Filipendula ulmaria		5		8				27				5
Ranunculus repens		5		4		1		24		8		5
Cirsium heterophyllum		1		4				18		8		1
Geum rivale		7		8		1		30		8		7
Cirsium oleraceum		1		4		1		18				1
Urtica dioica		17		8		1		36		8		17
Ajuga reptans		7		12				24		8		7
Chrysosplenium alternifolium		2						30				2
Gymnocarpium dryopteris	1	41	4	68	2	4	5	76	32	100	1	34
Linnaea borealis	1	13		24				15		42		2
Melampyrum pratense		15		12				6		42		3
Lycopodium annotinum		22		12		1		33		42		6
Pyrola rotundifolia	1	21				1		12		33		24
Carex digitata		30		20		1		27		50	1	53
Melica nutans	1	38		28		1		27		25	1	53
Aegopodium podagraria	1	22		9		1		33		8	7	68
Stellaria holostea	1	34	1	32		1		30		8	5	75
Galeobodolon luteum		16	3	28			3	30			8	54
Pulmonaria obscura		5		4				6			4	36
Hepatica nobilis		13		8				6			3	59

Продолжение таблицы

	Oxalido—Piceetum						Athyrio—Piceetum		Gymnocarpio—Piceetum		Aegopodio—Piceetum	
	typicum		dryopteridetosum austriacae		dryopteridetosum carthusianae							
Число описаний	271		25		4		33		12		107	
Сомкнутость крон	0.7		0.7		0.7		0.7		0.7		0.7	
Asarum europaeum		10		4				3			2	39
Mercurialis perennis		1		4							1	13
Ranunculus cassubicus		3		4				9				31
Lathyrus vernus		7		4				18		17	1	31
Actaea spicata		14		8		2		15		8	1	41
Geum urbanum		9		4				12		8		21
Anemone nemorosa		45	1	32	1	1	2	33	4	17	3	60
Dryopteris filix-mas		13		16				18			1	38
Fragaria vesca	1	54		8		2		36		17	1	70
Veronica chamaedrys		9		8		1		9				20
Viola mirabilis		3		4		1				8		21
Pteridium aquilinum		11		4		2		6				7
Impatiens noli-tangere		7		8		1		12				12
Anthriscus sylvestris		4		4		1		6				15
Galeopsis bifida		11		8		1		15				10
Galium palustre		5		4		1		12				2
Chamaenerion angustifolium		9				1		12				4
Viola canina		12				1		15				13
Mycelis muralis		16						15				14
Viola epipsila		3		8			1	12				
Моховой ярус												
Hylocomium splendens	4	49	1	20			2	42	1	58	1	26
Rhodobryum roseum		23		28		1		24		42		28
Atrichum undulatum		6		4		1		6		8		12
Mnium affine		13	1	20			1	12				13
Cirriphyllum piliferum		7				1					1	15
Brachythecium starkei	1	22	1	20		2		12		17	1	16
Pleurozium schreberi	7	68	2	52	2	3	3	55	4	67	2	40
Dicranum scoparium	1	48	1	40		2		30		67		19
Dicranum polysetum	1	25		20	1	1		9		8		7
Polytrichum commune		13	1	44		1		12		25		3
Sphagnum girgensohnii		10	3	32		1	1	15		25		1
Rhytidiadelphus triquetrus	1	38	1	12			6	48	1	50	3	45
Mnium punctatum		1		8		2		18				4
Mn. medium		13		8	1	3	1	27		25		9
Mn. rugicum		3		4			2	12				10
Climacium dendroides		10		4		1		24				10
Sphagnum squarrosum		1		8				32				
Brachythecium salebrosum		10		4		1		12	2	62	1	14
Mnium cuspidatum		21				1		24		33		16
Calypogeia neesiana										17		

Примечание. В правой части колонок — среднее проективное покрытие, в левой — постоянство. В таблицу включены только те виды, которые имеют постоянство не ниже 10 % хотя бы в одной группе описаний.

tula pendula), нередко встречаются рябина и сосна. Эта ассоциация находится в области фитоценотического оптимума ели. Бонитет ели I или II, но большинство указаний на II бонитет относятся к местонахождениям кисличных ельников в подзоне средней тайги. По данным белорусских авторов, бонитет ели в этой ассоциации — I—Ia (Юркевич и др., 1971, 1979; Бойко и др., 1975). В подросте преобладает ель со средним покрытием 6 %, но нередко оно достигает 10—20 %. Подрост остальных пород встречается с невысоким постоянством. В подлеске основным видом, как и в других ассоциациях ельников, является рябина, покрытие которой изредка достигает 10 %. Более или менее часто встречаются *Frangula alnus*,[1] *Lonicera xylosteum*, *Padus avium*. В целом подлесок развит слабо. В травяном ярусе абсолютно доминирует *Oxalis acetosella*, постоянны обычные бореальные мезофиты: *Dryopteris carthusiana*, *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*. Встречаются, хотя и с невысоким постоянством и покрытием, неморальные виды: *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Anemone nemorosa*. Очень мало участие гигромезофитов. Покрытие *Vaccinium myrtillus* иногда достигает 30 %, но мы не выделяем чернично-кисличные и кислично-черничные ельники, а относим все сообщества с относительно высоким покрытием кислицы к кисличникам. В условиях синтаксономического континуума, связывающего эти две ассоциации, это единственный способ проведения объективной, хотя и несколько искусственной границы между этими ассоциациями.

Ассоциация ельник кисличный в целом не имеет дифференциальных видов внутри группы ассоциаций, что характерно для всех синтаксонов, находящихся в центре рассматриваемой совокупности описаний. Отличается эта ассоциация, прежде всего, отсутствием дифференциальных видов других ассоциаций группы. Нет их и в субассоциации typicum, как полагается по канонам флористической классификации. О флористических особенностях субассоциации dryopteridetosum carthusianae ничего определенного сказать нельзя из-за малого числа описаний.

Было проведено сравнение кисличников в западных и восточных районах Северо-Запада. К западным были отнесены описания из западной части Ленинградской обл., к западу от Волхова, из Псковской обл. и западной половины Новгородской обл., а к восточным — описания с востока Ленинградской, Новгородской областей и Вологодской обл.

Сравнение показало, что в западном районе в древесном ярусе изредка встречаются *Acer platanoides*, *Ulmus glabra*, *Quercus robur*. Иногда встречается и подрост этих пород. В подлеске и восточном районе появляются с низким постоянством *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii*, а в западном — *Corylus avellana*, *Ribes alpinum*, *Sambucus racemosa*. В травяно-кустарничковом ярусе на востоке заметно более часто встречаются *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Melampyrum sylvaticum*, *Orthilia secunda*, появляется *Aconitum septentrionale*. На востоке нет в кисличниках *Anemone nemorosa*, *Mycelis muralis*, *Galeopsis bifida*, *Dryopteris filix-mas*, *Galeobdolon luteum*, *Hepatica nobilis*, выше и обилие и постоянство *Hylocomium splendens*. Различия между западными и восточными кисличниками невелики. Они свидетельствуют о том, что в западных несколько больше участие неморальных видов, а в восточных — бореальных таежных видов.

В. Н. Сукачев (1931) отнес кисличные ельники к группе ассоциаций зеленомошных ельников. В действительности, моховой ярус в кисличных ельниках развит не очень хорошо. Среднее покрытие мхов всего лишь около 15 %, но покрытие мохового яруса варьирует очень сильно. Основными видами являются *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. В некоторых сообществах на первое место по покрытию выходит *Dicranum scoparium* или *Rhytidiadelphus triquetrus*. Мнение Ю. Д. Цинзерлинга (1932), что в моховом ярусе кисличников обычно преобладает *Rhytidiadelphus triquetrus*, по нашим материалам, не подтвердилось. В литературе преобладание этого вида в моховом покрове отмечается не часто (Усков, 1930; Шиманюк, 1931; Архипов, 1932; Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957).

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981), мхов — по И. И. Абрамову и Л. А. Волковой (1998).

Эта ассоциация много раз описана в литературе. С. Усков (1930) приводит ее для Карелии, отмечая, что в северной Карелии она встречается редко. Он выделял две ассоциации: P. oxalidosum и P. oxalidoso-hylocomiosum, указывая, что по травяному покрову они отличаются мало. М. И. Виликайнен (1957) описал ельник кисличночерничный, который встречается в основном в южных районах Карелии. Для района Южного Тимана ее приводит В. Н. Андреев (1935), для района Котласа (юг Архангельской области) — С. С. Архипов (1932), для юга Республики Коми — Б. П. Колесников (1985), для района озер Воже и Лача (юго-запад Архангельской и север Вологодской областей) — А. П. Шиманюк (1931). В этих местах она приурочена к речным долинам или крутым склонам. На севере Кировской обл. А. Д. Смирнова (1943, 1951) описала две ассоциации: P. oxalidosum и P. maianthemoso-linnaeoso-oxalidosum.

В Ленинградской обл. кисличные ельники описаны многими геоботаниками (Соколов, 1926; 1928; Коновалов, 1928; Смирнова, 1928; Цинзерлинг, 1932; Perttula, 1950; Ниценко, 1960; Дыренков и др., 1969; Василевич, 1983). Для Новгородской обл. ее приводит Л. А. Соколова (1931), для Псковской — В. С. Говорухин и Ф. Н. Мильков (1951), для Смоленской обл. — П. Н. Овчинников (1930), В. М. Обновленский и Б. В. Гроздов (1934), для Тверской — М. Л. Невский (1960), В. А. Алексеев с соавт. (1973). В Молого-Шекснинском междуречье А. А. Корчагин и М. В. Сенянинова-Корчагина (1957) выделили три ассоциации, которые мы включаем в ельник кисличный: P. oxalidosum, P. oxalido-myrtillosum и P. oxalido-vacciniosum. В Московской обл. ее описывали Н. А. Коновалов (1929), в Костромской — А. Д. Смирнова (1936), в Нижегородской — Н. Я. Кац (1929), Д. С. Аверкиев (1929). Широко распространены кисличные ельники и на Среднем Урале (Игошина, 1930; Юргенсон, 1958; Данилова, 1961; Данилова и Шавкунова, 1969). Неоднократно описаны они и в Белоруссии (Юркевич и др., 1971; 1977; 1979; Бойко и др., 1975).

Для проверки, как влияет моховой ярус на флористический состав и обилие видов, кисличные ельники были разделены на моховые и безмоховые. В моховых кисличниках среднее покрытие мохового яруса составляет 45 %, а в безмоховых — всего лишь 7 %. Если исключить различия в покрытии основных видов мхов, по которым было проведено деление на эти группы описаний, то кроме этого больших различий между моховыми и безмоховыми кисличниками обнаружить не удалось.

В древесном ярусе безмоховых кисличников выше постоянство мелколиственных пород (березы, осины и серой ольхи), но различия по каждому виду в отдельности не существенны. Нет никаких различий в подросте и подлеске. В травяно-кустарничковом ярусе моховых кисличников несколько выше обилие и постоянство *Vaccinium vitis-idaea*, *Orthilia secunda*, *Avenella flexuosa*, *Hieracium murorum*, *Melampyrum pratense*. Они несколько более бореальные по флористическому составу, чем безмоховые кисличники. В безмоховых кисличниках выше постоянство *Equisetum sylvaticum*, *Solidago virgaurea*, выше обилие и постоянство *Rubus idaeus*, *Dry-*

opteris carthusiana, *Athyrium filix-femina*, *Convallaria majalis*, *Anemone nemorosa*, *Galeobdolon luteum*, *Hepatica nobilis*, *Stellaria nemorum*. Безмоховые кисличники явно занимают несколько более богатые почвы. Более обильная примесь в древостое лиственных видов способствует обогащению почвы, и в то же время лиственный опад мешает росту зеленых мхов.

В пределах того ареала, что охвачен нашими описаниями, ельники кисличные моховые занимают относительно северное положение. Много описаний таких ельников было сделано в Вологодской обл. (Вытегорский, Тотемский и Никольский районы), в Ленинградской обл. (в южной части Карельского перешейка и вблизи берегов Финского залива и Ладожского озера, в Лужском, Гатчинском и Тосненском районах). В Псковской и Новгородской областях моховые кисличники встречаются крайне редко. Это явный северный вариант кисличников.

H. Passarge (1971) в еловых лесах Центральной Европы выделил три группы сообществ: брусничные ельники, ожиковые ельники и кисличные ельники. Эти группы различаются, прежде всего, по богатству почвы. В кустарниковом ярусе кисличных ельников встречаются *Lonicera* sp., *Corylus avellana*, а в травяном появляются *Galeobdolon luteum*, *Paris quadrifolia*, *Epilobium montanum*, *Viola reichenbachiana*. Для этой группы характерны *Athyrium aplestre*, *Streptopus amplexicaule*, *Moneses uniflora*. В моховом ярусе появляются *Eurhynchium striatum*, *Mnium undulatum*. Эта группа в какой-то мере соответствует нашей кисличной группе ассоциаций. Passarge предлагал рассматривать эту группу в качестве особого союза Oxalido–Piceion.

Acc. Betulo pubescentis–Piceetum Sokołowski 1980 встречается на северо-востоке Польши. В ней постоянна и обильна *Oxalis acetosella*, постоянны *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Orthilia secunda*, *Pleurozium schreberi*, *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Circaea alpina*, *Carex loliacea*, *Mnium elatum*, *M. punctatum*, *Dicranum scoparium* (Karczmarz, Sokołowski, 1987). Эта ассоциация, в общем, соответствует ельнику кисличному Восточной Европы. Введение в название ассоциации березы вызвано, по-видимому, тем, что западнее береза в ельниках встречается редко. Это довольно влажный вариант кисличников, о чем свидетельствует высокое постоянство *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*. На возвышенностях юго-востока Польши встречается эндемичная асс. Abietetum polonicum (Dziub, 1928) Br.-Bl. et Vlieg. 1939. В древостое этой ассоциации доминирует пихта (*Abies alba*), в травном ярусе обильны *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Luzula pilosa*, *Dryopteris carthusiana*. В моховом ярусе главную роль играют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum formosum*, *Thuidium tamariscifolium* (Matuszkiewicz, 1977; Fijałkowski et al., 1990).

Дифференциальные виды субассоциации Piceetum excelsae oxalidetosum (C. Mayer, 1937) Tx. 1937 — *Oxalis acetosella*, *Luzula luzuloides*, *Phegopteris connectilis*, *Fagus sylvatica*. Со значительным обилием встречаются *Polytrichum attenuatum*, *Dicranum scoparium*, *Avenella flexuosa*, *Vaccinium myrtillus* (Tüxen, 1937). В Скандинавии широко распространен тип сообщества Picea abies–Oxalis acetosella–Melica nutans (Påhlsson, 1994), в котором доминантами выступают *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum sylvaticum*, *Trientalis europaea*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Vaccinium myrtillus*. Этот тип соответствует субасс. Melico–Piceetum typicum (Kielland-Lund, 1981).

В наших материалах имеются описания ельников с высоким проективным покрытием *Dryopteris carthusiana*, *D. austriaca*, *Gymnocarpium dryopteris* и *Athyrium filix-femina*. *Dryopteris austriaca* проявляет явное тяготение к еловым лесам, а остальные виды широко распространены и в производных мелколиственных лесах. По флористическому составу папоротниковые ельники ближе всего к ельнику кисличному, в связи с чем было проведено сравнение этих ельников с кисличниками.

Еловые леса с доминированием в травяном ярусе крупных папоротников иногда рассматривают как одну ассоциацию независимо от того, какой из видов преобладает (Корчагин, 1929; Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957; Невский, 1960; Игошина, 1964; Юркевич и др., 1971, 1979), но по флористическому составу, а значит и по условиям экотопа они не одинаковы. Папоротники не представляют собой однородной эколого-фитоценотической группы, и видовые различия в экологии необходимо учитывать.

Группа сообществ ельников с высоким обилием *Dryopteris austriaca* имеет небольшую группу дифференциальных видов в травяном ярусе, но она не имеет какой-либо экологической специфики, поэтому мы рассматриваем ее лишь в ранге субассоциации dryopteridetosum austriacae. В моховом ярусе относительно высокое постоянство имеют *Polytrichum commune* и *Sphagnum girgensohnii*, что говорит о повышенном застойном увлажнении. Кроме того, виды этой группы имеют максимум встречаемости, не сильно отличающийся от встречаемости в какой-то соседней группе описаний. Эта дифференциальная группа может быть случайной, возникшей в результате всегда большого выборочного варьирования. Судя по литературе, *Dryopteris austriaca* встречается гораздо чаще и с более высоким обилием в ельниках Предуралья и Урала, и, возможно, заслуживает выделения там в особую ассоциацию, но этот вопрос требует анализа большого числа описаний ельников с востока Европейской России.

В Печоро-Илычском заповеднике А. А. Корчагин (1940) описал три ассоциации с доминированием в травяном ярусе *Dryopteris austriaca* (P. hylocomioso-linneani-dilatato-dryopteridosum, P. deschampsioso-dilatato-dryopteridosum, P. mixto-dryopteridosum).

В Чехии описана асс. Dryopterido dilatatae–Piceetum Sýkora et Sofron 1981 (Jirásek, 1996), которая достаточно хорошо соответствует восточноевропейскому ельнику кисличному с преобладанием в травяном ярусе *Dryopteris austriaca*. *Dryopteris carthusiana* — очень обычный вид в ельниках кисличных по всей Европейской России. Ельники с доминированием этого вида часто приводятся в литературе и отмечается их широкое распространение, но в наших обширных материалах имеется всего 4 описания с доминированием этого вида.

Еловые леса с доминированием *Dryopteris carthusiana* впервые описал Н. А. Коновалов (1928) в Парголовском лесничестве под Петербургом (Piceetum polystichosum). Он отмечал, что эта ассоциация встречается по склонам, менее дренированным, чем в ельнике кисличнике. Для Ленинградской обл. ее приводили Ю. Д. Цинзерлинг (1932) и Е. В. Дмитриева (1973). На Кольском п-ове эта ассоциация была встречена на ровном плато с затрудненным дренажом в Терском лесхозе (Паршевников, Чертовской, 1961). В связи с этим в подлеске обильны *Ribes nigrum*, *Salix phylicifolia*. Б. П. Колесников (1985) описал ее в восточной части бассейна р. Вычегды (юг Республики Коми). Он писал, что эта ассоциация встречается в притеррасной части пойм, реже на низких уровнях первой надпойменной террасы. А. А. Корчагин (1929) приводит эту ассоциацию для Тотемского р-на Вологодской обл. В его описаниях обильны и *Dryopteris carthusiana*, и *D. austriaca*. А. Д. Смирнова (1943; 1951) выделила на севере Кировской обл. две ассоциации с доминированием *D. carthusiana* (P. aspidiosum, P. aspidioso-equisetosum). По данным Б. В. Гроздова (1950), в Брянской, Смоленской и Калужской областях в папоротниковых ельниках преобладает *D. carthusiana*.

Л. П. Рысин (1961) посвятил этой ассоциации отдельную статью. Он назвал ее P. oxalidoso-dryopteridosum. По описаниям в Рыбинском лесхозе он отметил ее приуроченность к выровненным, хорошо дренированным участкам с дерново-слабоподзолистыми суглинистыми почвами. Он отмечал, что эта ассоциация встречается часто в подзонах средней и южной тайги, а также в подзоне хвойно-широколиственных лесов (Рысин, Савельева, 2002).

Атириевый ельник (Athyrio–Piceetum)

Атириевый ельник по сравнению с кисличным отличается более высоким постоянством ряда видов гигромезофитов: *Crepis paludosa*, *Angelica sylvestris*, *Circaea alpina*, *Filipendula ulmaria*, *Ranunculus repens*, *Cirsium heterophyllum*, *C. oleraceum*, *Geum rivale*, *Chrysosplenium alternifolium*, а также нитрофитов: *Urtica dioica*, *Stellaria nemorum*. Это свидетельствует о более высоком увлажнении почв и их большем богатстве в атириевом ельнике. Присутствие в этой группе *Ajuga-reptans* — каприз выборочного варьирования. Этот вид связан с типично мезофильными лесами. Древесный и кустарниковый ярусы никакими специфическими чертами не обладают. Из видов мхов более высокое постоянство в этом ельнике имеют *Climacium dendroides*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и *Climacium dendroides*, но моховой ярус развит обычно слабо. Этих отличий вполне достаточно для выделения атириевого ельника в особую ассоциацию. Интересно отметить, что в березняках группа сообществ с доминированием *Athyrium filix-femina* не обладает существенными флористическими отличиями от березняка кисличного.

Ассоциацию ельников с преобладанием в травяном ярусе *Athyrium filix-femina* приводит С. Я. Соколов (1928) для южной части Карельского перешейка под названием Piceetum mixto-herbosum, а Н. А. Коновалов и В. А. Поварницын (1931) — для северной части Нижегородской обл. асс. P. filicoso-herbosum. Они описывали эту ассоциацию в поймах рек на торфянисто-илистой почве. В подлеске этой ассоциации они нашли *Ribes nigrum*, *Frangula alnus*, *Lonicera xylosteum*. Эти виды изредка встречаются и в наших описаниях. Для Подмосковья эту ассоциацию приводит Н. А. Коновалов (1929), а М. М. Данилова и В. Ф. Шавкунова (1969) — для бассейна р. Вишеры в Пермской обл.

На севере Кировской обл. А. Д. Смирнова (1943, 1951) описала ассоциацию, в травяном покрове которой доминирует *Diplazium sibiricum* (*Athyrium crenatum*). Положение этой ассоциации в классификационной системе ельников не вполне ясно, но, кажется, ее можно отнести к ассоциации атириевого ельника, так как травостой обогащен рядом влаголюбивых видов: *Crepis paludosa*, *Matteuccia struthiopteris*, *Ranunculus repens*, *Rubus humilifolius*, *Valeriana officinalis*. А. А. Корчагин (1940) привел асс. P. crenato-athyriosum для территории Печоро-Илычского заповедника, где она встречается по долинам рек на хорошо дренированных, но достаточно увлажненных почвах. В типе сообществ Picea abies–Dryopteris spp. из Скандинавии доминируют наряду с кислицей *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *D. expansa* (Påhlsson, 1994). Этот тип соответствует Eu-Piceetum athyrietosum (Kielland-Lund, 1981).

Ельник мелкопапоротниковый (Gymnocarpio–Piceetum)

Эта ассоциация выделена по преобладанию в травяном ярусе *Gymnocarpium dryopteris*. Кроме него постоянна и обильна кислица, черника также постоянна, но не обильна. К числу постоянных видов этой ассоциации принадлежит большое число лесных бореальных видов: *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Dryopteris carthusiana*, *Vaccinium vitis-idaea*, менее постоянны *Luzula pilosa*, *Lycopodium annotinum*. Но в то же время здесь постоянны *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Solidago virgaurea*, *Viola riviniana* — виды, теснее связанные с кисличниками, чем с черничниками. Достаточно постоянно присутствует ряд южнотаежных видов: *Melica nutans*, *Paris quadrifolia*, *Carex digitata*.

Среднее покрытие мхов в этой ассоциации около 10 %. Постоянны и относительно обильны *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Brachythecium salebrosum*. Ряд описаний был сделан в западной части Ленинградской обл. (Гатчинский, Кингисеппский районы), на востоке Ленинградской обл. (Лодейнопольский р-он), на южном берегу Ладоги, на Загубском п-ове (Волховский р-он). Эти районы относятся к переходной полосе между подзонами средней и южной тайги. И в разных геоботанических районированиях присоединялись то к южной, то к средней тайге. В подзоне средней тайги описания мелкопапоротникового ельника были сделаны в Вытегорском р-не Вологодской обл. (озера Шимозеро, Павшозеро) и в Карелии (Медвежегорский р-н, восточный берег Повенецкого залива Онеги). Два описания из Можайского р-на Московской обл. с доминированием *Gymnocarpium dryopteris* были исключены из этой группы описаний, так как там *Gymnocarpium dryopteris* доминирует на ином флористическом фоне в подзоне хвойно-широколиственных лесов.

Это северная ассоциация относительно богатых ельников. Она встречается в условиях несколько большего богатства почвы по сравнению с ельником черничным и незначительного увеличения влажности при высокой проточности (Корчагин, 1940). *Gymnocarpium dryopteris* встречается в еловых лесах и южнее, но там он уже не играет заметной роли в травяном покрове на богатых почвах, уступая место видам таежного высокотравья или неморальным видам.

Чаще всего эту ассоциацию описывали в подзоне северной тайги. Ее приводят для Кольского п-ова (Аврорин и др., 1936; Паршевников, Чертовской, 1961; Никонов, Лебедева, 1976), для Прибеломорской низменности в Карелии (Виликайнен и др., 1977). В северной половине Архангельской обл. она была встречена А. М. Леонтьевым (1937), Л. А. Соколовой (1937), Д. Н. Сабуровым (1972). Для Республики Коми ее приводят Ф. В. Самбук (1932), А. А. Корчагин (1956). Самбук отмечал значительное участие *Oxalis acetosella* в этой ассоциации. Для территории Печоро-Илычского заповедника Корчагин (1940) привел четыре ассоциации со значительным обилием *Gymnocarpium dryopteris*: P. hylocomioso-linneani-dryopteridosum, P. oxalidoso-linneani-dryopteridosum, P. deschampsioso-linneani- dryopteridosum и P. herboso-linneani-dryopteridosum. Все они могут быть включены в асс. Gymnocarpio-Piceetum. Для подзоны средней тайги Урала К. Н. Игошина (1964) приводит пихтово-еловые кислично-мелкопапоротниково-зеленомошные леса. Отдельную асс. Piceetum gymnocarpiosum выделяют Л. П. Рысин и Л. И. Савельева (2002).

В сводной работе по растительности Скандинавии приведен тип Picea abies–Gymnocarpium dryopteris–Phegopteris connectilis (Påhlsson, 1994), в котором доминантами травяного яруса выступают *Gymnocarpium dryopteris* и *Oxalis acetosella*. Этот тип соответствует субасс. Eu-Piceetum dryopteridosum Kielland-Lund, 1981.

Ельник неморальнотравный (Aegopodio–Piceetum)

К этой ассоциации отнесены ельники, в травяном покрове которых значительное участие принимают неморальные виды. У геоботаников нет единогласия в отношении объема этой группы видов. Мы относим к ней лишь те виды, фитоценотический оптимум которых лежит в широколиственных лесах на водоразделах. Из этой группы в ельниках довольно широко встречаются *Galeobdolon luteum*, *Stellaria holostea*, *Asarum europaeum*, *Hepatica nobilis*, *Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis*, *Galium odoratum*, *Aegopodium podagraria*, *Ranunculus cassubicus*, *Lathyrus vernus*, *Mercurialis perennis*.

Эта ассоциация ельников характеризуется значительным участием неморальных видов в травяном ярусе. Этим она, прежде всего, и отличается от ельника кисличного. В сомкнутом древесном ярусе господствует ель с небольшой примесью березы (*Betula pendula*) и осины. В подросте преобладает ель, а обилие и постоянство других древесных пород невелико. В кустарниковом ярусе самым обильным видом является рябина.

В травяном ярусе самый обильный вид — *Oxalis acetosella*, но покрытие неморальных травянистых видов в сумме примерно такое же, как и у кислицы. Эти виды выступают здесь в качестве коллективного доминанта. Наиболее обильны и постоянны из них *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Galeobdolon luteum*, *Pulmonaria obscura*, *Hepatica nobilis*, *Asarum europaeum*, *Anemone nemorosa*.

От других ассоциаций этой группы ельник неморальнотравный отличается более высоким постоянством в кустарниковом ярусе *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*, *Daphne mezereum*. Два последних вида — виды южнотаежных лесов на богатых почвах, а *Corylus avellana* — вид, тесно связанный с широколиственными лесами. В этой ассоциации минимально участие в пределах данной группы ассоциаций *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*. Положительно характеризуется эта ассоциация относительно высоким постоянством и обилием неморальных видов. Эти виды были использованы для выделения неморальнотравного ельника, но в группу дифференциальных видов вошли также *Carex digitata*, *Melica nutans*, которые иногда рассматривают как виды широколиственных лесов, но без достаточного на то основания. Кроме того, в эту группу входят *Actaea spicata*, *Fragaria vesca* и *Veronica chamaedrys*, свидетельствующие только о более богатых почвах.

Моховой ярус развит хуже, чем в других ассоциациях кисличной группы, что объясняется затенением поверхности почвы хорошо развитым травяным покровом и более обильным листовым опадом, механически заваливающим дернины мхов. Отрицательно реагируют на это типичные таежные виды: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *D. polysetum*.

Ельник неморальнотравный постепенно сменяет ельник кисличный в направлении с севера на юг. Сколько-нибудь резкой границы между этими ассоциациями нет, постепенно увеличивается число неморальных видов в травяном ярусе и их обилие. Описания относили к этой ассоциации, когда суммарное покрытие неморальных видов достигало 10—15 %.

Суммарное проективное покрытие неморальных видов в травяном ярусе примерно такое же, как у кислицы.

Впервые эту ассоциацию описал Ю. Д. Цинзерлинг (1932) в Ленинградской обл. А. А. Ниценко (1960) отмечал распространение этой ассоциации на Ордовикском плато и в южной части Онежско-Валдайской гряды и ее связь с наиболее плодородными, часто известняковыми почвами. В Вологодской обл. эту ассоциацию описывали К. А. Гаврилов и В. Г. Карпов (1962) под названием Piceetum oxalidoso-herbosum. Это ельники I бонитета с запасом древесины к столетнему возрасту — 400—450 $м^3$/га. Н. Я. Кац (1929) привел такие ельники для северной части Нижегородской обл. Для всей территории Европейской России приводится асс. P. herboso-oxalidosum с высоким обилием неморальных травянистых видов (Рысин, Савельева, 2002).

Наиболее северными местонахождениями этой ассоциации следует считать северные районы Кировской обл. (Смирнова, 1951; Василевич, 2003) и южные районы Республики Коми (Мартыненко, 1999).

В Белоруссии эта ассоциация, которую белорусские геоботаники называют Piceetum aegopodiosum (Юркевич и др., 1971, 1979), занимает 2.1 % площади еловых лесов. Они пишут о ее приуроченности к подзоне хвойно-широколиственных лесов.

Эту ассоциацию неоднократно описывали на Урале. Ее приводит Е. И. Юргенсон (1959) под названием ельник разнотравный, а М. М. Данилова (1961) под названием Piceetum herbosum для средней тайги Пермской обл. На восточном склоне Урала, в подзоне южной тайги К. Н. Игошиной (1964) описаны пихтово-еловые леса с сосной кислично-снытевые, а М. М. Данилова и В. Ф. Шавкунова (1969) описали ельники с доминированием сныти в травяном ярусе в бассейне р. Вишеры, в Пермской обл.

В Удмуртии описана асс. Piceetum herbosum, в травяном ярусе которой встречается ряд неморальных видов, но кроме них встречаются виды и более влажных местообитаний: *Athyrium filix-femina*, *Matteuccia struthiopteris*, *Cirsium oleraceum*, *Filipendula ulmaria* (Мустафин, 1938). Эта ассоциация представляет собой переход к ельнику высокотравному.

Л. Г. Бязров (1966) выделил ассоциацию ельник волосистоосоковый, где в травяном ярусе доминирует *Carex pilosa*, но по характеристике этой ассоциации видно, что ее правильнее относить к елово-широколиственным лесам, так как в подлеске нередко обильна лещина. А в древесном ярусе к ели примешиваются дуб, липа и клен.

В продромусе класса Vaccinio—Piceetea (Braun-Blanquet et al., 1939) приведена асс. Pineto–Piceetum centrorossicum Br.-Bl. et Sissingh 1939. Она описана по 36 описаниям Н. А. Коновалова из окрестностей Москвы. Эта ассоциация включает ельники и сосняки брусничные, бруснично-черничные, кислично-черничные и черничные. В качестве дифференциальных видов, отличающих эту ассоциацию от других ассоциаций подсоюза Piceion septentrionale, приведены *Potentilla erecta*, *Stellaria holostea*, *Angelica sylvestris*, *Betonica officinalis*, *Lonicera xylosteum*, *Galium mollugo*, *Rhodobryum roseum*, *Asarum europaeum*, *Campanula persicifolia*, *Melampyrum nemorosum*, *Polytrichum commune*, *Rosa majalis*. По экологической амплитуде эта ассоциация значительно шире любой ассоциации, выделяемой в лесах России, но она явно включает неморальнотравные ельники. К сожалению, эта ассоциация была в дальнейшем забыта и в Европе, и нашими приверженцами флористической классификации.

Ельники со значительным участием в травяном ярусе неморальных видов часто встречаются в горах Центральной Европы и Альпах. В Piceeto–Abietum praealpinum Oberd 1950 subass. asperuletosum обильны *Galium rotundifolium* и *G. odoratum* (Meyer, 1954). В нижнем лесном поясе Карпат на известковых почвах распространена асс. Galio (rotundifolii)—Piceetum carpaticum J. Matuszkiewicz 1977. Из видов класса Querco—Fagetea в ней часто встречаются *Galeobdolon luteum*, *Dentaria glandulosa*, *Epilobium montanum*, *Dryopteris filix-mas*, *Sanicula europaea*, *Galium rotundifolium*, но эта ассоциация относится к классу Vaccinio—Piceetea (Matuszkiewicz, 1984).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49629).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Волкова Л. А. Определитель листостебельных мхов Карелии // Arctoa. 1998. Vol. 7. Suppl. 1. 390 p.

Аверкиев Д. С. Растительность Заветлужья Красно-Баковского уезда // Предв. отч. о раб. Нижегород. геобот. экспед. в 1928 г. 1929. Вып. 4. С. 43—53.

Аврорин Н. А., Качурин М. Х., Коровкин А. А. Материалы по растительности Хибинских гор // Тр. СОПС АН СССР, сер. Кольская. 1936. Вып. 11. С. 3—95.

Алексеев В. А., Карпов В. Г., Старостина К. Ф., Зверева Т. А. Структура и некоторые свойства биогеоценозов на экспериментальных площадях // Структ. и продукт. еловых лесов южной тайги. Л., 1973. С. 40—62.

Андреев В. Н. Лесная растительность Южного Тимана // Тр. Полярн. ком. АН СССР. 1935. Вып. 24. С. 7—64.

Архипов С. С. Заболачивание и типы лесов Котласского леспромхоза. М., 1932. 71 с.

Бойко А. В., Сидорович Е. А., Моисеева А. Б. Экспериментальные исследования природных комплексов Березинского заповедника. Минск, 1975. 376 с.

Бязров Л. Г. Ареал и природа ельников волосистоосоковых // Бюл. МОИП, отд. биол. 1966. Т. 71. Вып. 6. С. 120—127.

Василевич В. И. О растительных ассоциациях ельников Северо-Запада // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1604—1613.

Василевич В. И. Еловые леса Кировской области // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 7. С. 1—11.

Виликайнен М. И. О флоре еловых лесов Карелии // Тр. Карел. фил. АН СССР. 1957. Вып. 7. С. 5—14.

Виликайнен М. И., Воронова Т. Г., Щербаков Н. М. Фитоценотическая и хозяйственная характеристика основных типов еловых лесов Прибеломорской низменности // Биол. и хоз. продуктивн. лесн. фитоцен. Карелии. Петрозаводск, 1977. С. 4—14.

Гавирилов К. А., Карпов В. Г. Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены // Тр. Ин-та леса. 1962. Т. 52. С. 5—118.

Говорухин В. С., Мильков Ф. Н. Леса восточной части Великолукской области // Уч. зап. Москов. обл. пед. ин-та. 1951. Т. 17. С. 193—218.

Гроздов Б. В. Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. Брянск, 1950. 55 с.

Данилова М. М. Еловые леса средней тайги Пермской области // Уч. зап. Перм. ун-та. 1961. Т. 18. Вып. 3. С. 11—19.

Данилова М. М., Шавкунова В. Ф. Леса бассейна р. Вишеры // Уч. зап. Перм. пед. ин-та. 1969. Т. 68. С. 3—18.

Дмитриева Е. В. Ельники западной части Карельского перешейка // Лесоведение. 1973. № 2. С. 51—64.

Дыренков С. А., Адашевская О. Р., Федорчук В. Н. Ельники Вепсовской возвышенности // Сб. науч.-иссл. работ по лесн. хоз. 1969. Вып. 12. С. 103—122.

Игошина К. Н. Растительность северной части Верхне-Камского округа Уралобласти // Тр. Биол. ин-та Перм. ун-та. 1930. Т. 3. Вып. 2. С. 73—176.

Игошина К. Н. Растительность Урала // Тр. БИН. Сер. 3. 1964. Вып. 16. С. 83—230.

Кац Н. Я. Растительность правобережья Красно-Баковского уезда // Предв. отчет о раб. Нижегород. геобот. экспед. в 1928 г. 1929. Вып. 4. С. 33—41.

Колесников Б. П. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л., 1985. 216 с.

Коновалов Н. А. Лесные ассоциации северо-западной части Вартемягской дачи Парголовского учебн.-опытного лесничества Ленингр. лесного ин-та. 1928. Вып. 1. С. 165—187.

Коновалов Н. А. Типы леса подмосковных опытных лесничеств // Тр. по лесн. опытн. делу. 1929. Вып. 5. 158 с.

Коновалов Н. А. Поварницын В. А. Лесные ассоциации Баковского лесничества Бакопытлесхоза Нижегородского края // Прир. и хоз. уч.-опытн. лесн. Ленингр. лесотехн. акад. 1931. Вып. 2. С. 252— 303.

Корчагин А. А. К вопросу о типах леса по исследованию в Тотемском уезде Вологодской губернии // Очерки по фитосоц. и фитогеогр. М., 1929. С. 287—327.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илыч. запов. 1940. Вып. 2. С. 5—142.

Корчагин А. А. Еловые леса Западного Притиманья в бассейне р. Мезенской Пижмы // Уч. зап. ЛГУ. Сер. геогр. 1956. Вып. 11. С. 111—239.

Корчагин А. А. Сенянинова-Корчагина М. В. Леса Молого-Шекснинского междуречья // Тр. Дарвин. запов. 1957. Вып. 4. С. 291—402.

Леонтьев А. М. Геоботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края // Тр. БИН. Сер. 3. 1937. Вып. 2. С. 81—222.

Мартыненко В. А. Еловые леса // Леса Республики Коми. М., 1999. С. 134—163.

Мустафин Л. А. Типы леса и лесовозобновление в УАССР. Ижевск, 1938. С. 84.

Невский М. Л. Растительность Калининской области // Прир. и хоз. Калин. обл. Калинин, 1960. С. 287—389.

Никонов В. В., Лебедева Р. М. Ель и еловые леса в центральной части Кольского полуострова // Изучение растит. ресур. Мурман. обл. Апатиты, 1976. С. 53—64.

Ниценко А. А. Еловые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1960. Вып. 2. С. 5—16.

Обновленский В. М., Гроздов Б. В. Ельники на водоразделах и естественное возобновление их при сплошно-лесосечных рубках. Смоленск, 1934. 116 с.

Овчинников П. Н. Основные черты растительности северо-западной части Бельского уезда Смоленской губернии // Тр. общ. изуч. прир. Смоленск. края. 1930. Т. 5. С. 65—78.

Орлов А. Я., Кошельков С. П., Осипов В. В., Соколов А. А. Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М., 1974. 230 с.

Паршевников А. Л., Чертовской В. Г. Типы еловых лесов и почвы Терского лесхоза // Леса Кольского полуостр. и их возобнов. М., 1961. С. 40—62.

Рысин Л. П. Ассоциация ельник кислично-щитовниковый (Piceetum oxalidoso-dryopteridosum) // Сообщ. Лаб. лесовед. 1961. Вып. 5. С. 90—97.

Рысин Л. П., Савельева Л. И. Еловые леса России. М., 2002. 335 с.

Сабуров Д. Н. Леса Пинеги. Л., 1972. 172 с.

Самбук Ф. В. Печорские леса // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1932. Вып. 24. С. 63—245.

Смирнова А. Д. К вопросу о структуре еловых лесов Приветлужья // Уч. зап. Горьковск. ун-та. 1936. Вып. 5. С. 119—134.

Смирнова А. Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 5. С. 171—180.

Смирнова А. Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области . Ч. 1 // Уч. зап. Горьковск. ун-та. 1951. Вып. 19. С. 195—233.

Смирнова З. Н. Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Тр. Петергоф. ест.-научн. ин-та. 1928. № 5. С. 119—259.

Соколов С. Я. Рекогносцировочное исследование типов леса Лисинского лесничества // Лесовед. и лесоводство. 1926. № 3. С. 135—154.

Соколов С. Я. Лесные растительные ассоциации и торфяники Осинорощинской дачи Парголовского учебно-опытного лесничества Ленинградского лесного института // Прир. и хоз. уч.-опытн. лесн. Ленингр. лесн. ин-та. М., 1928. С. 95—164.

Соколова Л. А. Отчет по экспедиции Ботанического сада АН СССР в Боровичский и Череповецкий округа летом 1930 г. // Изв. Глав. Ботан. сада. 1931. Т. 30Б. № 5—6. С. 673—702.

Соколова Л. А. Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела и Онежского полуострова // Тр. БИН. Сер. 3. 1937. Вып. 2. С. 9—81.

Сукачев В. Н. Руководство к исследованию типов лесов. М.; Л., 1931. 325 с.

Усков С. Типы лесов Карелии. Петрозаводск, 1930. 87 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Чертов О. Г. Экология лесных земель. Л., 1981. 192 с.

Шенников А. П. Геоботанические районы Северного Края // Матер. 2-й конф. по изуч. произв. сил Северного края. 1933. Т. 2. С. 10—96.

Шиманюк А. П. Опыт изучения северных лесов. М.; Л., 1931. 104 с.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Тр. Геоморфол. ин-та. 1932. Вып. 4. 377 с.

Юргенсон Е. И. Ельники Прикамья. Пермь, 1958. 75 с.

Юркевич И. Д., Голод Д. С., Парфенов В. И. Типы и ассоциации еловых лесов. Минск, 1971. 352 с.

Юркевич И. Д., Ловчий Н. Ф., Гельтман В. С. Леса Белорусского Полесья. Минск, 1977. 288 с.

Юркевич И. Д., Голод Д. С., Адерихо В. С. Растительность Белоруссии, ее картографирование, охрана и использование. Минск, 1979. 247 с.

Braun-Blanquet J., Sissingh G., Vlieger. Klasse der Vaccino-Piceetea // Prodr. Pflanzenges. 1939. Vol. 6. 123 S.

Fiałkowski D., Mucha T., Polski A. Stosunki geobotaniczne rezerwatu Szklarna // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. 1990. Vol. 45. S. 169—196.

Jirásek J. Spoečenstva přirozenych smrčin Česke republiky // Preslia. 1996. Vol. 67. N 3—4. S. 225—259.

Karczmarz Z., Sokołowski A. W. Roślinność reserwatu Kozłowy Ług w Puszczy Knyszyńskiej // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowka, sect. C. 1987. Vol. 42. S. 1—17.

Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO-Norwegens // Phytocoenologia. 1981. Vol. 9. N 1—2. S. 53—250.

Matuszkiewicz J. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. 4. Bory świerkowe i jodłowe // Phytocoenosis. 1977. Vol. 6. N 3. S. 151—226.

Matuszkiewicz W. Przęwodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Warszawa, 1984. 298 s.

Meyer P. Das Piceeto-Abietetum praealpinum Oberdorfer 1950 asperuletosum subass. nova im schweizerischen Mittelland // Vegetatio. 1954. Vol. 5—6. S. 302—308.

Pählsson L. Vegetationstyper i Norden. Stockholm, 1994. 627 p.

Passarge H. Zur soziologischen Gliederung mitteleuropäischen Fichtenwäder // Feddes Repert. 1971. Vol. 81. N 8—9. S. 577—604.

Perttula U. Über die Vegetation am oberen Lauf des Flußes Swir nebst der im Süden anschließenden Gegend von Juksowo // Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fennicae «Vanamo». 1950. Vol. 23. N 6. 204 s.

Tüxen R. Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands // Mitt. Flor.-soziol. Arbeitsgem. in Niedersachsen. 1937. Hf 3. S. 1—170.

SUMMARY

The association group of wood sorrel spruce forests includes four associations with high abundance of wood sorrel in the herb layer. They differ from bilberry spruce forests by richer soils with better drainage. Ass. Oxalido–Piceetum is the main association of spruce forests in the southern boreal zone. It has no differential species group within this association group. Two subassociations are distinguished in this association: dryopteridetosum carthusianae and dryopteridetosum austriacae. Ass. Athyrio–Piceetum has a group of differential hygromesophytic species. Ass. Gymnocarpio–Piceetum is a northern association on relatively rich soils. It is distributed in the northern and middle boreal zones mainly. A large group of nemoral species in the herb layer is typical to ass. Aegopodio–Piceetum. Every of these species has a medium degree of constancy, but as a whole they are codominate with wood sorrel.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 + 581.9

© С. И. Генкал[1], Н. А. Бондаренко[2]

BACILLARIOPHYTA ПЛАНКТОНА ГОРНЫХ ОЗЕР БАССЕЙНА РЕКИ ЛЕНЫ. 1. *CENTROPHYCEAE*

S. I. GENKAL, N. A. BONDARENKO. *BACILLARIOPHYTA* IN PLANKTON OF MOUNTAIN LAKES OF THE LENA RIVER BASIN. 1. *CENTROPHYCEAE*

[1] Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н
[2] Лимнологический институт СО РАН
664033 Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3

Поступила 18.12.2003

Изучение фитопланктона ряда горных водоемов бассейна р. Лены (Забайкалье) с помощью методов электронной микроскопии выявило 28 таксонов центрических диатомовых водорослей. Среди них оказались 18 новых для флоры *Bacillariophyta* Забайкалья, в том числе эндемики Байкала — *Aulacoseira baicalensis* и *Stephanodiscus meyerii*. В оз. Камканда обнаружен спорообразующий *A. islandica*.

Ключевые слова: флора *Bacillariophyta*, *Centrophyceae*, горные озера, Забайкалье.

Сведения по альгофлоре, в частности *Bacillariophyta*, горных и высокогорных озер Забайкалья немногочисленны. Имеются краткие данные о пеннатных диатомовых водорослях оз. Орон, определенных только до рода (Шульга, 1953; Томилов, 1954) и о количестве в нем таксонов водорослей (Русанов, 2001; Толчин, Зиновьев, 2001). По результатам светомикроскопических исследований планктона трех озер Забайкалья (Большое и Малое Леприндо, Леприндокан) и электронно-микроскопического изучения голоценовых осадков оз. Малое Леприндо было выявлено 12 таксонов центрических диатомовых: *Aulacoseira granulata*, *A. distans*, *Cyclotella comta*, *C. ocellata* subsp. nov., *C. kuetzingiana*, *C. kisselevi*, *Coscinodiscus* sp., *Melosira distans* morpha *lirata*, *M. italica* var. *italica*, *M. islandica*, *Stephanodiscus dubius* subsp. *sibirica* (Томилов, 1954; Антипова, Шульга, 1962; Логинова и др., 1986; Оглы, 1998). Позднее в фитопланктоне озер Гольцовое, Большое и Малое Леприндо, Леприндокан, Даватчан, Девочанда, Номама и Олонгдо было зафиксировано 13 таксонов *Centrophyceae*, в том числе новые для этого региона — *Aulacoseira distans* var. *nivalis*, *A. subarctica*, *Cyclotella tripartita*, *Ellerbeckia arenaria*, *Rhizosolenia eriensis*, *Stephanodiscus agassizensis* и *S. minutulus* (Генкал, Бондаренко, 2001).

Цель настоящего исследования — изучить видовой состав *Bacillariophyta* горных ультраолиготрофных озер бассейна р. Лены, расположенных в Забайкалье.

Материал и методы исследований

Материалом послужили пробы фитопланктона, собранные на некоторых горных и высокогорных озерах, расположенных на территории Иркутской, Читинской областей и республики Саха (Якутия), в бассейнах рек Витим и Олёкма,

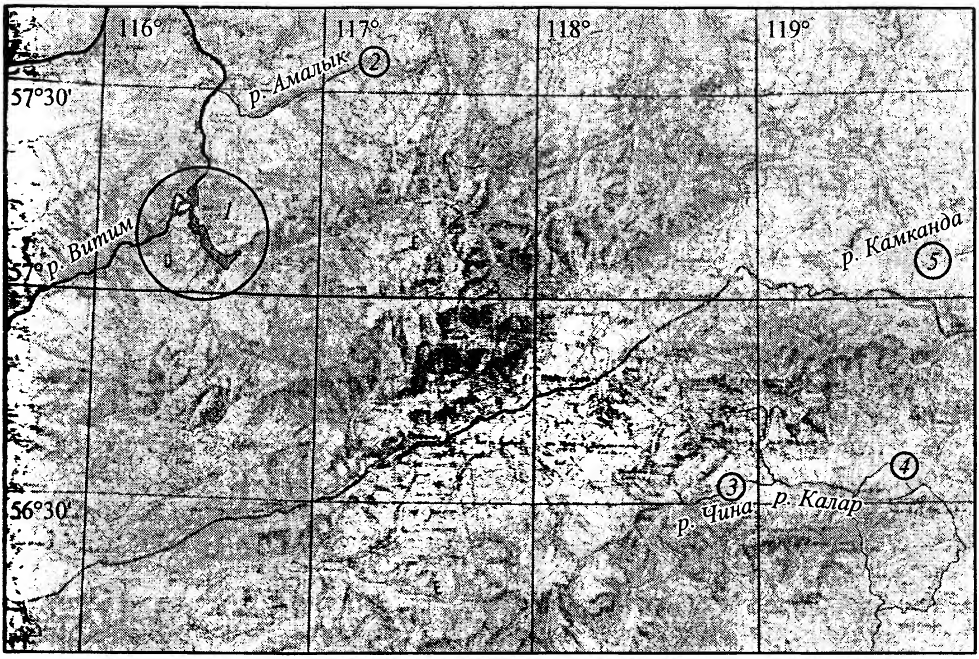


Схема расположения исследуемых озер.

1 — Орон, *2* — Амалык, *3* — Чининское, *4* — Чепа, *5* — Камканда.

притоков Лены (см. рисунок). Самый крупный из исследованных водоемов — оз. Орон. Его длина 18 км, ширина 2.3—6.4 км, наибольшая глубина 184 м (Томилов, 1954; Алексеев и др., 1999). Озеро расположено на высоте 330 м над ур. м., в 17 км от Витима, соединяясь с ней протокой шириной около 600 м. Система озер на р. Амалык (приток Витима) находится на абсолютной высоте 823—860 м. Озера небольшие 0.5—0.85 км дл. и 0.15—0.25 км шир. (Алексеев и др., 1999). Озера Чепа и Чининские расположены на хр. Удокан, в бассейне притока Витима р. Калар, первое на высоте 1430 м над ур. м., вторые — 1370—1379 м над ур. м. Они мелкие (максимальная глубина 4.5—29 м), небольшие: длина 0.19—1.46 км, ширина 0.13—0.73 км, имеют чашеобразную форму, высокие берега, в отличие от других хорошо прогреваются. Оз. Камканда находится на абсолютной высоте 1087 м, в бассейне рек Олёкмы и Хани (юг Якутии). Длина озера около 4 км, ширина 0.4—0.75 км, максимальная глубина 48 м.

Исследованные водоемы ультраолиготрофные, с относительно низкими температурами и высоким содержанием кислорода, покрыты льдом 8—9 мес в году. Вскрытие их ото льда происходит чаще всего в первой половине июня, ледостав — в октябре.

Пробы фитопланктона оз. Камканда и системы Амалыкских озер отбирались летом 2000—2001 гг. Материалом для изучения планктонной флоры Орона послужили пробы, собранные в течение периода открытой воды в 2000—2002 гг., Чининских озер и Чепы — летом 2002 г. Отбирались как сетные, так и батометрические пробы, которые фиксировались раствором Утермеля и концентрировались отстойным методом. Пробы предварительно просматривались в камере объемом 0.1 мл, в двойной повторности в световом микроскопе «Pereval», при увеличении ×720 и ×1200.

Освобождение клеток от органических веществ проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа (JSM-25 S).

Результаты и их обсуждение

В момент исследования в планктоне Амалыкских озер и оз. Камканда доминировали представители рода *Cyclotella*, численность которых колебалась в пределах 50—400 тыс. кл/л, отмечено ауксоспорообразование. Виды *Aulacoseira* были малочисленны, наблюдался процесс образования спор у *A. islandica*. Чининские озера и оз. Чепа характеризуются самым большим видовым разнообразием планктонных водорослей среди исследованных озер. Доминировали золотистые водоросли из родов *Kephyrion* и *Dinobryon*, количество диатомовых было незначительно. Орон в продукционном плане — самый бедный из всех исследованных водоемов, что связано с его проточностью. За исключением осеннего периода, в его планктоне регистрировались единичные клетки или колонии водорослей. Осенью за счет развития в открытой части озера видов *Dinobryon* и *Chrysococcus biporus* Skuja биомасса возрастала до 300 мг/м^3.

При электронно-микроскопическом изучении диатомовых этих озер было обнаружено 28 представителей *Centrophyceae*. Их краткие диагнозы и оригинальные микрофотографии приводятся ниже (* — новые для Забайкалья).

**Aulacoseira alpigena* (Grun.) Krammer (табл. I, *1*, *2*). Створки 6.1—10.9 мкм в диам., 4.7—8.1 мкм выс., рядов ареол 16—22 в 10 мкм, ареол в ряду 20—27 в 10 мкм.

Озера Амалык, Чининские, единично.

На территории России найден в озерах, реках и ручьях Дальнего Востока, Забайкалья, Северо-Запада, в водоемах с низкой минерализацией и pH от 6.5 до 7.0 (Генкал, Трифонова, 2002).

A. ambiqua (Grun.) Sim. (табл. I, *3*, *4*). Створки 6—10 мкм в диам., 11.7—13.5 мкм выс., рядов ареол 15—16 в ряду 18 в 10 мкм.

Оз. Амалык, единично.

Космополит, индифферент, алкалифил, мезосапроб, в массе в мезотрофных и слабо эвтрофных озерах и реках (Давыдова, Моисеева, 1992).

**A. baicalensis* (K. Meyer) Sim. (табл. I, *5*). Створки 17—22.2 мкм в диам., 17—44.4 мкм выс., рядов ареол 6—9 в 10 мкм, ареол в ряду 5—6 в 10 мкм.

Озера Амалык, Камканда, единично.

Эндемик оз. Байкал (?), индифферент, алкалифил, стенотермный, холодолюбивый вид (Генкал, Поповская, 1991; Давыдова, Моисеева, 1992; Поповская и др., 2002).

A. islandica (O. Müll.) Sim. (табл. I, *6*, *7*). Створка 12.1 мкм в диам., 12.1 мкм выс., рядов ареол 15 в 10 мкм, ареол в ряду 16 в 10 мкм. Споры 8—15 мкм в диам., 8.5—17.8 мкм выс., рядов ареол 12—14 в 10 мкм, ареол в ряду 12—17 в 10 мкм.

Оз. Амалык, единично. Споры в оз. Камканда.

Распространен в озерах бореальной области, стенотермный холодолюбивый вид, индифферент, алкалифил, олигосапроб (Давыдова, Моисеева, 1992).

Спорообразующий *A. islandica* из оз. Байкал выделен в новый вид — *A. skwortzowii* Edlund, Stoermer et Taylor (Edlund et al., 1996). Эта водоросль была обнаружена и в оз. Ханка (Скворцов, 1929; Генкал, Шур, 2000). По нашему мнению, вопрос о систематическом положении спорообразующей формы требует дополнительных исследований.

A. italica (Ehr.) Sim. (табл. I, *8*). Створки 10.5—11 мкм в диам., 13— 18 мкм выс., рядов ареол 16—20 в 10 мкм, ареол в ряду 14—16 в 10 мкм.

Оз. Орон, единично.

В континентальных водоемах широко распространенный вид. Отмечен в основном в водоемах Забайкалья, Камчатки, Чукотки (Генкал, 1999; Генкал, Бондаренко, 2001). Характерен для слабо эвтрофных водоемов (Генкал, 1999).

A. lirata (Ehr.) Ross (табл. I, *9*). Створки 11.4—26 мкм в диам., 9—12 мкм выс., рядов ареол 8—12 в 10 мкм, ареол в ряду 6—10 в 10 мкм.

Озера Амалык, Орон, Чининские, в небольшом количестве.

Преимущественно на севере, ацидофил (Давыдова, Моисеева, 1992).

Найден нами на Чукотке, Камчатке, Забайкалье, Северо-Западе России (Генкал, Лупикина, 1998; Генкал, 1999; Генкал, Бондаренко, 2001; Trifonova, Genkal, 2001; Генкал, Трифонова, 2003).

**A. perglabra* (Oestr.) Haworth (табл. I, *10*). Створки 8.2—12.8 мкм в диам., 2.0—3.5 мкм выс., шипов 14—16 в 10 мкм.

Озера Амалык, Чининские, единично.

На территории России вид впервые был найден в водоемах Северо-Запада России (Trifonova, Genkal, 2001; Генкал, Трифонова, 2002). Для данного региона вид приводится впервые. Характерен для олиготрофных, ацидных водоемов (Haworth, 1988; Siver, Kling, 1997).

A. subarctica (O. Müll.) Haworth (табл. I, *11*). Створки 4—6.8 мкм в диам., 7.3—11.3 мкм выс., рядов ареол 16—25 в 10 мкм, ареол в ряду 18—28 в 10 мкм.

Озера Амалык, Чепа, Чининские, единично.

В северных и горных водоемах, индифферент, алкалифил (Давыдова, Моисеева, 1992). Нами найден и в более южных водоемах (Генкал, 1999).

A. tenella (Nygaard) Sim. (табл. I, *12*). Створки 8.5—12.7 мкм в диам., 3.1—4 мкм выс., рядов ареол 13—14 в 10 мкм.

Озера Амалык, Чининские, единично.

На территории России вид впервые был найден в водоемах Северо-Запада (Trifonova, Genkal, 2001; Генкал, Трифонова, 2002), позднее — Забайкалья и Прибайкалья (Генкал, Бондаренко, 2001). Характерен для ацидофильных водоемов (Nygaard, 1956; Camburn, Kingston, 1986; Haworth, 1988; Siver, Kling, 1997).

**A. tethera* Haworth (табл. II, *1*). Створки 6.7—8.5 мкм в диам., 2.9 мкм выс., рядов ареол 16—20 в 10 мкм, ареол в ряду 20 в 10 мкм.

Оз. Чининское, единично.

Впервые для России отмечен в водоемах Северо-Запада (Trifonova, Genkal, 2001; Генкал, Трифонова, 2002). По литературным данным, встречается в ацидных водоемах (Haworth, 1988).

A. valida (Grun.) Krammer (табл. II, *2*). Створки 7.7—14.5 мкм в диам., 6.3—23 мкм выс., рядов ареол 12—16 в 10 мкм, ареол в ряду 13—22 в 10 мкм.

Озера Орон, Чепа, Чининские, единично.

Встречается в северных водоемах, индифферент, алкалифил (Давыдова, Моисеева, 1992). Редко в олиготрофных и дистрофных озерах (Генкал, 1999). Нами зафиксирован в Байкале, водоемах Карелии, Забайкалья, Прибайкалья, Чукотки (Генкал, 1999; Генкал, Бондаренко, 2001; Генкал, Поповская, 2003).

**A. volgensis* Genkal (табл. II, *3*). Створка 11.4 мкм в диам., 10.7 мкм выс., рядов ареол 18 в 10 мкм, ареол в ряду 18 в 10 мкм.

Оз. Амалык, единично.

Вид описан из Рыбинского водохранилища (Генкал, 1999). Позднее был найден в оз. Байкал (Поповская и др., 2002) и Волчихинском водохранилище на Среднем Урале (Генкал, Ярушина, 2002).

**Aulacoseira* sp. 1 (табл. II, *4*). Створка 7.6 мкм в диам., 2.3 мкм выс., ареол 20 в 10 мкм.

Оз. Чининское, единично.

По расположению ареол на створке и ее загибе, а также отношению высоты створки к диаметру имеет сходство с *A. pfaffiana* (Reinsch) Krammer (Krammer, 1991).

**Aulacoseira* sp. 2 (табл. II, *5*). Створка 12.7 мкм в диам., 6.3 мкм выс., рядов ареол 14 в 10 мкм, ареол в ряду 12 в 10 мкм.

Оз. Чининское, единично.

**Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round (табл. II, *6*, *7*). Створки 8.5—14 мкм в диам., штрихов 10 в 10 мкм.

Озера Амалык, Камканда, единично.

Широко распространенный вид, мезосапроб (Давыдова, Моисеева, 1992).

**Cyclotella antiqua* W. Sm. (табл. II, *8*). Створка 9.1 мкм диам., штрихов 30 в 10 мкм.

Оз. Чепа, единично.

Вид распространен преимущественно в северных и горных водоемах, особенно в торфяных болотах (Давыдова, Моисеева, 1992).

**C. glomerata* Bachmann. (табл. II, *9*, *10*). Створки 5.1—8.6 мкм в диам., штрихов 18—20 в 10 мкм.

Озера Амалык (в значительном количестве), Камканда (единично).

Довольно редкий вид, преимущественно в субальпийских и других олиготрофных озерах (Давыдова, Моисеева, 1992).

Описание и иллюстрации этого вида, полученные с помощью СЭМ, имеются в 2 работах (Haworth, Hurley, 1986; Kling, Håkansson, 1988). Мы поддерживаем точку зрения этих авторов на *C. glomerata*. Вместе с тем следует отметить, что морфологически сходная форма у некоторых исследователей фигурирует под названием *C. stelligera* (Rott et al., 2001).

**C. ocellata* Pant. (табл. II, *11*, *12*; III, *1*—*5*). Створки 5.5—35.5 мкм в диам., штрихов 10—22 в 10 мкм, центральных выростов с опорами 1—6.

Озера Камканда, Чепа, в значительном количестве.

Бореальный вид, индифферент (Давыдова, Моисеева, 1992).

Вид очень полиморфный по нашим данным и других исследователей (Генкал, Кузьмин, 1979; Генкал, Загоренко, 1987; Kiss et al., 1996; Hegewald, Hindakova, 1997; Kiss et al., 1999), что нередко затрудняет точное определение. Встреченные нами формы вполне можно было идентифицировать как другие виды — *C. rossi* Håkansson (ср. табл. III, *2*, *4* и Håkansson, 1990, figs. 20, 23, 27, 47—49), *C. cyclopuncta* Håkansson et Carter (ср. табл. III, *3* и Wunsam et al., 1995, fig. 7 h), *C. delicatula* Hust. (ср. табл. III, *3* и Scheffler et al., 2003, fig. 58) или *C. tripartita* (ср. табл. III, *2* и табл. III, *9*, *12*). На проблему сходства с целым рядом видов указывали и другие исследователи (Kiss et al., 1996).

**Cyclotella* cf. *schumannii* (Grun.) Håkansson (табл. III, *6*). Створка 31 мкм в диам., штрихов 14 в 10 мкм, центральных выростов 4.

Оз. Камканда, единично.

Вероятно, космополит, преимущественно в северных и умеренных зонах (Давыдова, Моисеева, 1992; Krammer, Lamge-Bertalot, 1991).

C. tripartita Håkansson (табл. III, *7*—*12*; IV, *1*). Створки 7.3—13.6 мкм в диам., штрихов 20—25 в 10 мкм, центральных выростов с опорами 1—4.

Оз. Чининское, в значительном количестве.

Камчатка, Забайкалье, Прибайкалье, Ладожское оз., побережье Баренцева моря, преимущественно в олиготрофных и ультраолиготрофных водоемах с высоким соотношением минеральных N : P (Генкал и др., 2004). Вид проявляет значительную морфологическую изменчивость, в том числе и внешней поверхности створки (табл. III, *7*—*12*; IV, *1*). Наши данные по водоемам Камчатки и Забайкалья подтверждают вариабельность *C. tripartita* и наличие проблемы по идентификации этого вида (Генкал и др., 2004).

**Melosira warians* Ag. (табл. IV, *2*). Створка в 15 мкм в диам., высотой 12 мкм.

Оз. Амалык, единично. Широко распространенный в литорали, реже в планктоне затрофных озер вид, галофил, алкалифил, мезосапроб (Давыдова, Моисеева, 1992).

Pliocaenicus costatus (Lupik.) Flower, Ozornina et Kuzmina. (табл. IV, *3*, *4*). Створки 15—37.3 мкм в диам., штрихов 7—10 в 10 мкм.

Озера р. Амалык (единично), Чепа (в значительном количестве). Водоемы Забайкалья, Прибайкалья, Чукотки (Давыдова, Моисеева, 1992; Генкал, Бондаренко, 2001; Генкал и др., 2001).

**Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg. (табл. IV, *5*). Створка 12.2 мкм в диам., штрихов 10 в 10 мкм.

Оз. Амалык, единично.

Пресноводный и слабосолоноватоводный, широко распространенный вид. Галофил, преимущественно в эвтрофных водоемах и опресненных морских бухтах (Давыдова, Моисеева, 1992).

**S. hantzschii* Grun. (табл. IV, *6*). Створки 13.2 мкм в диам., штрихов 8 в 10 мкм.

Оз. Амалык, единично.

Пресноводный и слегка солоноватоводный вид, широко распространенный в стоячих и текучих водоемах. Обычен для эвтрофных водоемов (Давыдова, Моисеева, 1992).

**S. invisitatus* Hohn et Hellerman. (табл. IV, *7*). Створка 11 мкм в диам., штрихов 18 в 10 мкм.

Оз. Амалык, единично.

Широко распространенный вид. Индикатор первых этапов эвтрофирования (Давыдова, Моисеева, 1992).

**S. meyerii* Genkal et Popovsk. (табл. IV, *8*, *9*). Створки 8.2—11.8 мкм в диам., штрихи двухрядные 10—12 в 10 мкм на шипах от 3 до 5 отростков.

Озера Камканда, Орон, единично.

Эндемик озера Байкал (?) (Поповская и др., 2002).

Ранее эту водоросль по данным светомикроскопических исследований относили к *M. binderana* (Яснитский, 1930; Скабичевский, 1960 и др.) или помещали в род *Stephanodiscus* (Kreiger, 1927). Последующие исследования с помощью методов электронной микроскопии подтвердили принадлежность вида к *Stephanodiscus* (Round, 1972). При электронно-микроскопическом исследовании были выявлены отличия от типовой разновидности вида и описана новая — *S. binderanus* var. *baicalensis* Popovskaya et Genkal (Генкал, Поповская, 1990). Позднее эта разновидность была переведена в ранг вида под названием *S. meyerii* (Поповская и др., 2002).

Согласно описанию, створки *S. meyerii* имеют диаметр 7.5—12.3 мкм, число штрихов в 10 мкм варьирует от 12 до 14, штрихи на конце двух-трехрядные (чаще трехрядные), на створке имеется один центральный вырост, шипы имеют 5 отростков, реже 3—4 (Поповская и др., 2002). В оз. Камканда в июле были встречены створки диаметром 10 мкм, имеющие 12 штрихов в 10 мкм и шипы с двумя отростками, характерные для *S. binderanus* var. *oestrupii* (A. Cl.) A. Cl. (Генкал, 1997). К сожалению, не выявлено наличие (у *S. meyerii*) или отсутствие (у *S. binderanus*) центрального выроста на этих створках, поэтому вопрос о систематической принадлежности этой формы остался открытым. В августе в этом же озере было обнаружено несколько створок *S. meyerii* с шипами, типичными для этого вида (5 отростков), а также имеющими всего 3—4 отростка. Кроме того, была найдена разделительная створка с остроконечными или раздвоенными шипами (табл. IV, *8*). Впервые наличие разделительных створок в колонии с аналогичными шипами было обнаружено при изучении морфологии *S. binderanus* var. *oestrupii* (Stoermer et al., 1979), с помощью таких створок происходит регуляция длины колоний.

S. minutulus (Kütz.) Cl. et Möller. (табл. IV, *10*). Створки 8.2—9.4 мкм в диам., штрихов 15—16 в 10 мкм.

Озера Амалык, Камканда, единично.

Широко распространенный пресноводно-солоноватоводный вид (Давыдова, Моисеева, 1992).

**Stephanodiscus* sp. (табл. IV, *11*, *12*). Створки 15.9—19 мкм в диам., трехрядных штрихов 9—10 в 10 мкм.

Оз. Амалык, единично.

Диапазон изменчивости диаметра створки, наличие трехрядных штрихов, расположение шипов соответствует таковым у *S. agassizensis* и *S. oregonicus* (Håkansson, 2002). К сожалению, на встреченных створках невозможно точно установить отсутствие или наличие центральных выростов с опорами и их расположение. У *S. agassizensis* они присутствуют от 1 до 3, у *S. oregonicus* отсутствуют. Вероятно, встреченная в оз. Амалык форма относится к *S. agassizensis*, поскольку именно этот вид был зафиксирован в других озерах Прибайкалья и Забайкалья (Генкал, Бондаренко, 2001).

Заключение

В 8 горных озерах бассейна р. Лены (Забайкалье) выявлено 28 видов и внутривидовых таксонов центрических диатомовых, в том числе 18 новых для этого региона. Род *Aulacoseira* представлен 14 таксонами, *Stephanodiscus* — 6, *Cyclotella* — 5, *Cyclostephanos* — 1, *Melosira* — 1 и *Pliocaenicus* — 1. Большинство обнаруженных водорослей встречались в препаратах единично, за исключением *Cyclotella ocella-*

ia. *C. tripartita*, которые в этих водоемах к тому же проявили значительную морфологическую изменчивость. В озерах Амалык, Камканда и Орон зафиксированы байкальские эндемики *A. baicalensis* и *S. meyerii*, а также спорообразующий *A. islandica*. Эти находки представляют большой интерес для обсуждения проблемы эндемизма флоры Байкала.

Благодарности

Авторы благодарны В. П. Самусенку и А. Н. Матвееву за помощь при сборе материала. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке федеральной целевой программы «Интеграция» (договор № Э 185).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев С. С., Булдыгеров В. В., Пичугин М. Ю., Самусенок В. П. Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus* (*Salmonidae*) в Забайкалье // Вопросы ихтиологии. 1999. Т. 39. № 1. С. 48—56.

Антипова Н. Л., Шульга Е. Л. Некоторые данные о планктоне озер Большое Леприндо и Леприндокан в подледный период // Сб. кратких сообщ. и докл. о научн. работе по биологии и почвоведению. Приложение к отчету о научн.-исслед. работе за 1962 год. Иркутск, 1964. С. 3—5.

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Интересные и новые для России представители рода *Aulacoseira* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 117—122.

Генкал С. И., Трифонова И. С. К изучению центрических водорослей (*Centrophyceae*, *Bacillariophyta*) планктона Ладожского озера // Альгология. 2003. Т. 13. № 3. С. 293—304.

Генкал С. И., Шур Л. А. Новые данные к флоре *Bacillariophyta* озера Ханка (Приморский край, Россия) // Альгология. 2000. Т. 10. № 3. С. 278—281.

Генкал С. И., Ярушина М. И. Материалы к флоре диатомовых водорослей (*Centrophyceae*) водоемов Среднего Урала // Биол. внутр. вод. 2002. № 2. С. 27—32.

Генкал С. И., Лупикина Е. Г., Лепская Е. В. Cyclotella tripartita Håkansson (*Bacillariophyta*) из озер Камчатки // Бот. журн. 2004. Т. 85. № 3. С. 426—435.

Генкал С. И., Поповская Г. И., Бондаренко Н. А. К морфологии и таксономии *Pliocaenicus costatus* (Log., Lupik. et Churs.) Flower, Ozornina et Kuzmina (*Bacillariophyta*) // Биол. внутр. вод. 2001. № 2. С. 53—64.

Давыдова Н. Н., Моисеева А. И. Род *Aulacoseira* Thw. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II. Вып. 2. СПб., 1992. С. 76—85.

Логинова Л. П., Лупикина Е. Г., Хурсевич Г. К. Эволюционное изменение некоторых видов рода *Cyclostephanos* Round в течение плиоцена-голоцена // Новые и малоизвестные виды ископаемых животных и растений Белоруссии. Минск, 1986. С. 135—142.

Оглы З. П. Видовое разнообразие и структура фитопланктона горных озер Большое и Малое Леприндо (Северное Забайкалье) // Видовая структура гидробиоценозов озер и рек горных территорий. Новосибирск, 1998. С. 21—57.

Поповская Г. И., Генкал С. И., Лихошвай Е. В. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал: Атлас-определитель. Новосибирск, 2002. 168 с.

Русанов В. В. Современное состояние гидробиоценоза озера Орон // Тез. докл. VIII съезда Гидробиологического об-ва РАН. Т. 1. Калининград, 16—23 сентября 2001 г. Калининград, 2001. С. 263—264.

Скабичевский А. П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. Систематика, экология и распространение. М., 1960. 348 с.

Скворцов Б. В. Материалы по изучению водорослей Приморской губернии. Диатомовые водоросли озера Ханка // Зап. Южно-Уссурийского отд. Гос. русск. геогр. об-ва. Вып. 3. Владивосток, 1929. 76 с.

Толчин С. В., Зиновьев Е. А. Экологическая оценка оз. Орон (Витимский заповедник) // Тез. докл. Всероссийской конф. Томск, 14—16 ноября 2001 г. Томск, 2001. С. 75—77.

Томилов А. А. Материалы по гидробиологии некоторых глубоководных озер Олекмо-Витимской горной страны // Тр. Иркутского гос. ун-та. Т. XI. Сер. биол. Л., 1954. С. 5—86.

Шульга Е. Л. О зоопланктоне озера Орон // Тр. Иркутского гос. ун-та им. А. А. Жданова. Т. VII. Вып. 1—2. Иркутск, 1953. С. 135—144.

Яснитский В. Н. Результаты наблюдений над планктоном Байкала в районе биологической станции за 1926—1928 гг. // Изв. БГНИИ при ИГУ. 1930. Т. 4. № 3—4. С. 85—101.

Edlund M. B., Stoermer E. F., Taylor C. M. Aulacoseira skvortzowii sp. nov. (*Bacillariophyta*), poorly understood diatom from Lake Baikal, Russia // J. Phycol. 1996. Vol. 32. P. 165—175.

Håkansson H. A. Comparison of *Cyclotella krammeri* sp. nov. and *C. schumannii* Håkansson stat. nov. with similar species // Diatom Res. 1990. Vol. 5. N 2. P. 261—271.

Håkansson H. A. Compilation and evaluation of species in the genera *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family *Stephanodiscaceae* // Diatom Res. 2002. Vol. 17. N 1. C. 1—139.

Haworth E. Distribution of diatom taxa of the genus *Melosira* (now mainly *Aulacoseira*) in Cumbrian waters // Algae and aquatic environment (F. Round, ed). Bristol, 1988. P. 138—168.

Haworth E. Y., Hurley M. A. Composition of the stelligeroid taxa of the centric diatom genus *Cyclotella* // Proceed. 8th Int. Diatom Symp. Koeltz, Koenigstein, 1986. P. 43—58.

Hegewald E., Hindakova A. Variability of a natural population and clones of the *Cyclotella ocellata*-complex (*Bacillariophyceae*) from the Gallberg-pond, NW-Germany // Algological Studies. 1997. Vol. 86. P. 17—37.

Kiss K. T., Klee R., Hegewald E. Reinvestigation of the original material of *Cyclotella ocellata* Pantocsek (*Baccillariophyceae*) // Algological Studies. 1999. Vol. 93. P. 39—53.

Kiss K. T., Rojo C., Cobelas M. A. Morphological variability of a *Cyclotella ocellata* (*Baccillariophyceae*) population in the Lake Las Madres (Spain) // Algological Studies. 1996. Vol. 82. P. 37—55.

Kling H., Håkansson H. A. A light and electron microscope study of *Cyclotella species* (*Bacillariohyceae*) from central and northern canadian lakes // Diatom Res. 1988. Vol. 3. N 1. P. 55—82.

Krammer K. Morphology and taxonomy of some taxa in the genus *Aulacoseira* Thwaites (*Bacillariophyceae*). 1. *Aulacoseira distans* and similar taxa // Nowa Hedwigia. 1991. Bd. 52. N 1—2. P. 89—112.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 3: *Centrales*, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1991. 576 p.

Kreiger W. Die Gattung *Centronella* Voigt. // Ber. Deutsch. bot. Ges. 1927. Bd. 45. S. 281—290.

Nygaard G. Ancient and recent flora diatom and *Chrysophyceae* in Lake Gribso // Folia Limnological Scandinavica. 1956. Vol. 8. P. 32—262.

Rott E., Kling H. J., Perez T. Planktonic centric diatoms from the volcanic Lake Taal, Philippines // Lange-Bertalot-Festschrift. Gantner, Ruggell, 2001. P. 39—52.

Round F. E. Stephanodiscus binderanus (Kütz.) Kreiger or *Melosira binderana* Kütz. (*Bacillariophyta*, *Centrales*) // Phycologia. 1972. Vol. 11. P. 109—117.

Scheffler W., Houk V., Klee R. Morphology, morphological variability and ultrastructure of *Cyclotella delicatula* Hustedt (*Bacillariophyceae*) from Hustedt material // Diatom Res. 2003. Vol. 18. N 1. P. 107—121.

Siver P. A., Kling H. Morphological observations of *Aulaoseira* using scanning electron microscopy // Can. J. Bot. 1997. Vol. 75. P. 1807—1835.

Stoermer E. F., Kingston J. C., Sicko-Goad L. The morphology and taxonomic relationships of *Stephanodiscus binderanus* var. *oestrupii* (A. Cl.) A. Cl. // Nova Hedwigia. 1979. Vol. 64. P. 65—78.

Trifonova I., Genkal S. Species of the genus *Aulacoseira* Thwaites in lakes and rivers of north-western Russia-Distribution and ecology // Proceed. 16th Intern. Diatom Symp. (A. Economou-Amili, ed.). Univ. of Athens Greece, 2001. P. 315—325.

Wunsam S., Schmidt R., Klee R. Cyclotella — taxa (*Bacillariophyceae*) in lakes of the Alpine region and their relationship to environmental variables // Agmatic Sciences. 1995. Vol. 57. N 4. P. 360—386.

SUMMARY

An electron-microscopic study of phytoplankton from some mountain waterbodies of the Lena River basin (the Eastern Baikal region) has revealed 28 taxa of centric diatoms. 18 of them are new to the diatom flora of the Eastern Baikal region, including Baikal endemics: *Aulacoseira baicalensis* and *Stephanodiscus meyerii*. The spore-forming *A. islandica* was found in Kamkanda Lake.

УДК 574.583 (28) : 581

© В. А. Елизарова

ИНТЕНСИВНОСТЬ ПОТЕРЬ БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА В ФОТИЧЕСКОМ СЛОЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

V.A. YELIZAROVA. THE RATE OF PHYTOPLANKTON BIOMASS LOSSES IN THE PHOTIC LAYER OF THE RYBINSK RESERVOIR

Институт биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: elys@ibiw.Yaroslavl.ru

Поступила 29.12.2003

Представлены результаты изучения потерь биомассы фитопланктона вследствие перемещений и выедания зоопланктоном на протяжении весенне-летнего сезона 1989 г. в фотическом слое Волжского плёса Рыбинского водохранилища. Суточную убыль биомассы фитопланктона и его групп изучали в экспериментах *in situ* с неконцентрированным фитопланктоном. Исследуемый показатель рассчитывали по разности между потенциальным приростом биомассы (в диализных сосудах) и фактическим (непосредственно в водоеме). Установлено, что весной и летом от 70 до 90 % биомассы всего альгоценоза и диатомовых убывало за счет перемещений водорослей. Этим способом терялся такой же процент биомассы синезеленых. Потерю биомассы зеленых водорослей в равной мере обусловливали обе ее составляющие. В среднем за время исследования суточная убыль биомассы альгоценоза равнялась приросту биомассы, весной она превышала его в 1.6 раза, а летом составляла 84 % от него.

Ключевые слова: фитопланктон, диатомовые, синезеленые, зеленые водоросли, биомасса, убыль биомассы.

Рыбинское водохранилище — крупнейший искусственный водоем (площадь зеркала 4550 км^2), созданный с транспортными и энергетическими целями, является также большим резервом воды (объем 25.4 км^3) для нескольких крупных городов, включая Москву. Качество воды во многом определяется составом и количественным развитием фитопланктона. В водохранилище мониторинг этих показателей осуществляется на протяжении полувека. Получены уникальные сведения об интенсивности нарастания в нем численности планктонных водорослей (Елизарова, 1990). Данные о скорости убыли фитопланктона, редкие в гидробиологической литературе, ранее отсутствовали. Между тем, возможно, в большей степени, чем скорость роста, она контролирует сезонную и межгодовую изменчивость биомассы и продукции фитопланктона, присутствие в нем одних и отсутствие других видов. Так, если скорость убыли выше скорости роста, не происходит массового развития водорослей даже при высокой обеспеченности биогенными элементами (Mulamootil, McBean, 1983). Хорошо освещены в литературе традиционные факторы роста фитопланктона — концентрация биогенных элементов, освещенность, температура воды. О факторах убыли — оседании, турбулентности, вымывании, горизонтальном транспорте, выедании, смертности (естественной и от лизиса специфическими вирусами, грибного паразитизма, стрессов, поломок, повреждений и т. д.) известно гораздо меньше.

В настоящей работе впервые приведены сведения о суточной потере биомассы фитопланктона в фотическом слое Рыбинского водохранилища, обусловленной разного рода перемещениями и выеданием зоопланктоном.

Материал и методика

Прямые способы оценки потерь биомассы водорослей в естественных условиях сложны и трудоемки. В последнее время появился расчетный метод (Köhler. Bosse, 1998), основанный на разности между потенциальным приростом биомассы в диализных емкостях и фактическим, непосредственно в водоеме. В ходе исследования использовали данные о суточном приросте биомассы фитопланктона в натуральной воде, заключенной в специальные цилиндры, и в водоеме, полученные в экспериментах *in situ* и описанные ранее (Елизарова, 1993). Опыты проводили с природным фитопланктоном поверхностного слоя стационарной станции, расположенной в расширенной средней части Волжского плёса Рыбинского водохранилища, на старом русле р. Волги раз в месяц (в июле дважды) в мае—августе 1989 г. с суточной инкубацией в специальных емкостях в ближнем прибрежье. Прибрежье расположено в зоне интенсивной ветровой деятельности, крайне важной для появления турбулентности, препятствующей оседанию фитопланктона в опытных емкостях — плексигласовых прозрачных цилиндрах, объемом 1.4 л, затянутых с торцов мембранными фильтрами (размер пор около 1 мкм) для обеспечения свободного водообмена. Цилиндры в 3 повторностях заполняли натуральной водой, лишенной крупного, а весной и мелкого, зоопланктона (фильтрация через мельничный газ с ячеями 168 и 77 мкм соответственно). В начале и конце экспозиции в водоеме и цилиндрах устанавливали качественный и количественный состав фитозоопланктона.[1]

Биомассу фитопланктона определяли общепринятым счетно-объемным методом, учитывая около 400 клеток всех встреченных водорослей (ошибка счета ±10 %) и 100 клеток отдельных видов (±20 %) (Lund et al., 1958). Средние величины рассчитывали для повторностей, различающихся в пределах 25 %. Общую убыль — за счет перемещений (оседание, вертикальный и горизонтальный транспорт) и выедания зоопланктоном считали по разности прироста биомассы в цилиндрах с фильтрованной водой и в водоеме, убыль путем перемещения — по разности прироста в цилиндрах с натуральной водой и в водоеме, убыль вследствие выедания — по разности прироста в цилиндрах с фильтрованной и нефильтрованной водой.

Результаты и обсуждение

В середине мая биомасса фитопланктона на стационарной станции была максимальной за время исследования и при этом сильно отличалась от своей величины в другие сроки (табл. 1). Абсолютным преобладанием характеризовалась диатомовая водоросль *Stephanodiscus hantzschii* Grun. (87 % от общей биомассы). В господствующем коловраточном зоопланктоне доминировала (около 60 % численности зоопланктона) Brachionus calyciflorus Pal.

В июне биомасса фитопланктона существенно (в 2.3 раза) снизилась (табл. 1). По-прежнему лидировали диатомовые (80 % от общей биомассы), главным образом крупные нитевидные и зигзагообразные *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg. (60 % биомассы группы), *S. invisitatus* Hohn et Hellerman (12 %), *Aulacoseira granulata* (Ralfs) Sim. (12 %), *Diatoma tenuis* Ag. (7 %). 12 % биомассы июньского фитопланктона приходилось в основном на долю синезеленых видов *Anabaena*: *A. scheremetievae* Elenk., *A. spiroides* Kleb., *A. lemmermannii* P. Richt., *A. flos-aquae* (Lyngb.) Bréb. Доля зеленых в общей биомассе фитопланктона в этом месяце составила 7 %, что в 7 раз выше их доли весной. Формировали биомассу зеленых разнообразные хлорококковые (на 40 %), конъюгаты *Mougeotia* spp. (на 35 %), вольвоксовые *Chlamydomonas* spp., *Eudorina elengans* Ehr. (на 20 %). Зоопланктон

---

[1] Данные по зоопланктону предоставлены И. К. Ривьер.

ТАБЛИЦА 1

Биомасса альгоценоза и отдельных групп водорослей (мг/л) в водоеме

Сообщества	Дата, сезон							
	15 V (весна)	12 VI	10 VII	24 VII	14 VIII	лето в целом	в среднем	
							весна	лето
Альгоценоз	12.854	5.560	1.589	1.653	4.300	3.276	5.191	2.063
Диатомовые	12.663	4.422	0.397	1.048	4.039	2.476	4.514	2.186
Синезеленые	—	0.682	0.401	0.228	0.019	0.332	0.332	0.140
Зеленые	0.146	0.395	0.678	0.082	0.242	0.349	0.309	0.106

Примечание к табл. 1—3. «—» — отсутствие водорослей в планктоне.

состоял преимущественно из рачков Daphnia cucucllata G. Sars, Bosmina longirostris (Mull.), Leptodora sp., личинок веслоногих.

В июле наблюдалась депрессия биомассы фитопланктона. Биомасса была одинаковой в первой и последней декадах, доли отдельных групп сильно различались (табл. 1). Так, в начале месяца по биомассе доминировали зеленые (43 %), что не характерно для фитопланктона глубоководной зоны водохранилища. Биомассу зеленых слагали главным образом хлорококковые *Pediastrum duplex* Meyen (на 57 %) и *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. (на 15 %). На долю диатомовых и синезеленых приходилось по 25 % от общей биомассы. Комплекс синезеленых, состоящий из *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. и *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs (79 % от биомассы группы), пришел на смену июньскому анабеновому комплексу. Основная роль в сложении биомассы диатомовых принадлежала *Stephanodicsus hantzschii* (на 34 %), *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle (на 30 %), *Aulacoseira granulata* (на 14 %). В зоопланктоне превалировали рачки, преимущественно Chydorus sphaericus (Müll.), Limnosida frontosa G. Sars, Bosmina coregoni (Baird), науплии веслоногих, копеподиты родов Cyclops, Mesocyclops leucarti Claus. В конце июля доминирование по биомассе перешло к диатомовым (63 % от общей биомассы), среди которых выделялись *A. granulata*, *S. potamos* и *S. hantzschii* (40, 30 и 11.5 % биомассы группы соответственно). Заметный вклад в общую биомассу фитопланктона внесли также динофитовые из рода *Glenodinium* (11 %) и криптофитовые (6 %). Зоопланктон состоял из Daphnia longispina Müll., D. cucullata, науплий веслоногих.

В августе по сравнению с июлем биомасса фитопланктона выросла втрое в основном за счет диатомовых (93 % от общей биомассы) (табл. 1), преимущественно *Aulacoseira islandica* (O. Müll.) Sim. (70 % биомассы группы) и *A. granulata* (25 %). *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa* определяли биомассу синезеленых (58 и 32 % соответственно), а *Pediastrum* spp. — зеленых (87 %). В зоопланктоне присутствовали науплии, копеподитные стадии циклопов Mesocyclops leucarti, M. oithonoides (G. Sars), Eudiaptomus gracilis (G. Sars), Bosmina longispina, B. coregoni, Daphnia cucullata, D. longispina.

За время исследования общая убыль биомассы альгоценоза широко колебалась — от отрицательной величины в июне до 15.664 мг/л · сут в мае (табл. 2). Минус-эффект, обусловленный превышением прироста в водоеме над приростом в фильтрованной воде, можно было бы расценить как прибыль биомассы вследствие ветрового нагона синезеленых или их концентрирования у поверхности в тихую ясную погоду. В обширном мелководном Рыбинском водохранилище литоральный транспорт синезеленых обычен. Однако в июне увеличение биомассы альгоценоза

ТАБЛИЦА 2

Суточная убыль биомассы (мг/л) водорослей в разных опытах

Причины убыли	Дата, сезон						
	5—16 V (весна)	12—13 VI	10—11 VII	24—25 VII	14—15 VIII	лето в целом	в среднем
Альгоценоз							
Перемещение	11.306	0.582	3.567	3.632	−0.035	1.936	3.810
Выедание	4.358	−1.048	−1.278	2.586	0.836	0.274	1.091
Общая убыль	15.664	−0.466	2.289	6.218	0.801	2.210	4.901
Диатомовые водоросли							
Перемещение	11.243	0.376	2.045	1.672	4.137	2.058	3.895
Выедание	4.209	−1.159	−0.643	2.896	0.664	0.439	1.193
Общая убыль	15.452	−0.783	1.402	4.568	4.801	2.497	5.088
Синезеленые водоросли							
Перемещение	—	0.743	−0.575	0.497	−4.185	−0.880	−0.880
Выедание	—	0.103	0.265	−0.093	−0.108	0.042	0.042
Общая убыль	—	0.846	−0.310	0.404	−4.293	−0.838	−0.838
Зеленые водоросли							
Перемещение	0.119	0.114	0.554	−0.145	0.308	0.208	0.190
Выедание	0.138	−0.118	0.525	0.222	−0.026	0.151	0.148
Общая убыль	0.257	−0.004	1.079	0.077	0.282	0.359	0.338

в водоеме обязано исключительно диатомовым (99.8 % от всего прироста) (табл. 3), отрицательная же убыль биомассы этой группы связана с выеданием (табл. 2). Это можно объяснить тем, что диатомовые и зеленые, испытывающие в это время сильное фосфорное голодание (Елизарова, Королева, 1990), в водоеме могли использовать регенерированный животными фосфор, отсутствующий в фильтрованной воде. Предположение подтверждается более высоким, чем в водоеме, приростом биомассы альгоценоза за счет диатомовых и особенно зеленых водорослей в цилиндрах с натуральной водой в 1.5, 1.3, 6.4 раза соответственно (табл. 3).

Наибольший вклад в потерю биомассы фитопланктона внесли диатомовые (табл. 2). Их средняя по годам и средняя за время исследования убыль даже несколько превысила убыль биомассы альгоценоза, снизившейся из-за очень высокого абсолютного значения отрицательной убыли биомассы синезеленых в августе (табл. 2).

Как в отдельные сезоны, так и в среднем за время наблюдения, биомасса альгоценоза убывала преимущественно (на 70—90 %) за счет перемещения водорослей, главным образом диатомовых (табл. 2), вероятно, со стоковым течением р. Волги. Вклад зеленых этим способом в потерю биомассы альгоценоза составлял менее 1 % весной и доходил до 9 % летом (табл. 2). Отрицательная убыль биомассы синезеленых путем перемещения повлияла, как отмечено выше, на величину убыли биомассы фитопланктонного сообщества.

Доля выедания в убыли биомассы альгоценоза составляла в среднем за время исследования 22 %, при этом весной она была вдвое больше, чем летом: 28 против 12 % (табл. 2). Весной эта убыль почти целиком, на 97 %, связана с диатомовыми (табл. 3) и конкретно — с одиночно живущей мелкоразмерной центрической диатомовой *Stephanodiscus hantzschii* (наиболее часто отмечаемые диаметр клетки

ТАБЛИЦА 3

Суточный прирост биомассы водорослей (мг/л) в водоеме, фильтрованной и нефильтрованной воде

Сообщества	Дата				
	15—16 V	12—13 VI	10—11 VII	24—25 VII	14—15 VIII
Водоем					
Альгоценоз	−6.158	1.113	0.667	1.070	3.559
Диатомовые	−6.158	1.111	0.064	0.993	−0.823
Синезеленые	—	−0.365	0.666	−0.196	4.378
Зеленые	−0.054	0.021	−0.140	0.359	−0.010
Фильтрованная вода					
Альгоценоз	9.506	0.647	2.956	7.288	4.360
Диатомовые	9.294	0.328	1.466	5.561	3.978
Синезеленые	—	0.481	0.356	0.208	0.029
Зеленые	0.203	0.017	0.939	0.436	0.272
Нефильтрованная вода					
Альгоценоз	5.148	1.695	4.234	4.702	3.524
Диатомовые	5.085	1.487	2.109	2.665	3.314
Синезеленые	—	0.378	0.091	0.301	0.193
Зеленые	0.065	0.135	0.414	0.214	0.298

11—16 мкм, высота 6—9 мкм). Известно потребление этой водоросли коловратками (Moustaka-Gouni, Tsekos, 1989), крупными и мелкими инфузориями, например, Stokesia vernalis, Bursella spumosa, Paradileptus elephantinus, Tintinnidium fluviatile (Мамаева, 1979), которые обильны и в майском планктоне Волжского плёса (Мамаева, 1979), и рачком Bosmina coregoni, также обитающим в Рыбинском водохранилище (Семенова, 1974).

Соотношение между исследованными составляющими убыли биомассы фитопланктона в сыром весе средней за лето и средней за время исследования меняется при выражении убыли в углероде, поскольку летом в планктоне присутствует достаточно много водорослей с более высоким, чем у диатомовых, содержанием органического углерода (Köhler, Bosser, 1998), однако доли одинаковых составляющих убыли в обоих случаях при этом близки (табл. 4).

Потеря биомассы диатомовых приближалась к потере биомассы фитопланктона в целом (табл. 2). За время исследования убыль биомассы этой группы сильно варьировала: от –0.783 до 15.452 мг/л · сут, при этом эти величины зарегистрированы в те же сроки, что и максимальный и минимальный показатели потери биомассы всего фитопланктона. Причина убыли биомассы диатомовых в июне указана выше. Снижение убыли биомассы диатомовых в связи с выеданием как абсолютной, так и относительной летом связано с доминированием в составе группы нитевидных, неудобных для потребления форм. Исключение составила нитевидная менее грубая *Skeletonema potamos* (в конце июля 70 % от численности диатомового сообщества), потеря которой из-за выедания составила 63 % от потери группы. Господствующие в зоопланктоне рачки способны фрагментировать нити диатомовых (Щербак, Жданова, 1985) и могли интенсивно потреблять эту водоросль. К тому же в планктоне присутствовали мелкие *Stephanodiscus hantzschii* и динофитовые. В целом потеря биомассы диатомовых происходила преимущественно вследствие перемещения.

ТАБЛИЦА 4

Соотношение между составляющими суточной убыли биомассы альгоценоза, выраженной в сыром веществе и в углероде, %

Показатели	Причина убыли	
	перемещение	выедание
Среднелетняя убыль биомассы		
Сырая масса, мг/л · сут	87.6	12.4
В пересчете на углерод, мг С/л · сут	54.7	45.3
Убыль биомассы за время исследования		
Сырая масса, мг/л · сут	77.7	22.3
В пересчете на углерод, мг С/л · сут	67.1	32.9

Суточная убыль биомассы синезеленых в период их вегетации (лето) колебалась между –4.349 и 0.846 мг/л. О минимальной (отрицательной) августовской величине и ее влиянии на общую среднюю по годам и среднюю за время исследования убыль биомассы альгоценоза упомянуто выше. За одним исключением в июне для синезеленых характерна отрицательная убыль либо в целом, либо обе или одна из ее составляющих (в августе). Высокое абсолютное значение отрицательной убыли биомассы синезеленых в августе обусловлено резким увеличением (в 231 раз) их биомассы в водоеме. При этом численность *Microcystis aeruginosa* за сутки выросла почти в 7000 раз. В нефильтрованной воде в цилиндрах биомасса синезеленых не изменилась. Такой прирост биомассы *M. aeruginosa* в водоеме связан не с его, хотя и высокой, репродуктивной способностью в водохранилище — до 4.4 удвоений клеток в сут (Елизарова, 1999), а с горизонтальной адвекцией из прибрежья под влиянием свежего ветра 14 августа и всплыванием благодаря способности к вертикальной миграции при полном штиле и ярком солнце 15 августа, когда образовалась пленка «цветения». Отрицательная убыль биомассы синезеленых из-за перемещения была зарегистрирована в начале июля вследствие большего (в 7 раз) прироста в водоеме, чем в цилиндрах (табл. 3). Надо полагать, в этом случае рассеянные в толще воды синезеленые концентрировались у поверхности с наступлением тихой солнечной погоды. В целом же отрицательная убыль биомассы за счет перемещения была присуща только синезеленым (табл. 3). Потеря этим способом биомассы зеленых в конце июля — результат некорректного использования среднего значения из двух сильно различающихся (в 3.6 раза) величин прироста их биомассы. Положительная убыль биомассы синезеленых зарегистрирована в июне, причем только для этой группы, и в конце июля небольшая, всего 6.5 % от убыли биомассы альгоценоза, но превышающая таковую, равную 1.2 %, зеленых.

Потеря биомассы синезеленых в связи с выеданием отмечена в июне, при максимальной биомассе этой группы (табл. 1) и в начале июля. Низкая потеря в июне обусловлена тем, что сообщество синезеленых состояло преимущественно из анабен. Однако в отсутствие зоопланктона скорость роста анабенового комплекса увеличилась в 1.5 раза (Елизарова, 1993), что наблюдалось в аналогичных опытах, проведенных нами в 1981 г. Скорее всего, рачки использовали обрывки трихомов. Из литературы известно потребление анабен рачками (Семенова, 1974; Садчиков, 1980; Ostrofsky et al., 1983; James, Forsyth, 1990) и крупными простейшими, в том числе инфузорией Nassula aurea (Carpenter, Bergquist, 1985), входящей в состав летнего планктона Волжского плёса Рыбинского водохранилища (Мамаева, 1979), и коловратками (Starkweather, 1981). В основном же, как оказалось, в июньской воде потреблялись микроскопические колонии *Merismopedia tenuissima* Lemm., *Snowella rose* (Snow) Elenk., одиночные 2—3 мкм диам. клетки *Microcystis aeruginosa*. Эти виды появлялись только в фильтрованной воде. Первым из них могут питаться коловратки из рода Keratella (Siersen, 1990). *M. aeruginosa* на клеточной стадии вегетации активно используют рачки Daphnia cucullata, D. obtusa, D. hyalina и многие инфузории (Мамаева, 1979; De Bernardi et al., 1981).

В фильтрованной воде одиночные 2—3 мкм диам. клетки микроцистиса появились в заметном количестве и в раннеиюльском эксперименте. Наш вывод о потреблении зоопланктоном потенциально токсичного *Microcyctis aeruginosa* в Рыбинском водохранилище противоречит мнению Ю. И. Сорокина (1966), но согласуется с выводами других исследователей (De Bernardi et al., 1981; Ferguson et al., 1982) об использовании рачками микроцистиса в качестве полноценного корма, если размеры его колоний малы.

Убыль биомассы зеленых водорослей колебалась в пределах –0.004—+1.079 мг/л в сут (табл. 2). Минимальная отрицательная величина, как и у диатомовых, отмечена в июне и обусловлена положительным влиянием зоопланктона на вегетацию зеленых в этот период. Максимальная потеря биомассы зеленых наблюдалась в начале июля, при этом максимальными были и ее равные по величине составляющие. В это время микрозоопланктоном потреблялись преимущественно молодые ценобии *Scenedesmus quadricauda*. Через сутки в отсутствие последнего средний объем клетки этой водоросли составлял всего 27.5 против 82 мкм^3 в начале опыта. В цилиндрах с нефильтрованной водой клеточной объем *S. quadricauda* сократился незначительно — с 71.6 до 65.9 мкм^3. Такое же (с 70.9 до 62.3 мкм^3) уменьшение объема клеток этого вида отмечено в водоеме, что может свидетельствовать о слабом оседании *S. quadricauda* из освещенного слоя и, следовательно, о малой роли оседания в убыли биомассы зеленых путем перемещения.

Группа зеленых водорослей в целом характеризовалась низкой убылью биомассы — несколько десятых долей мг/л в сут в среднем за время исследования. Общая убыль биомассы зеленых и ее составляющие мало различались по сезонам, а составляющие — также между собой. По абсолютной убыли биомассы зеленые значительно отличались от диатомовых особенно весной. В это время низкая потеря биомассы зеленых за счет выедания связана с их малочисленностью (табл. 1). Летом различие между этими группами по потере выеданием сглаживалось из-за резкого сокращения потребления диатомовых. Если весной из-за выедания ежедневно терялось в 30 раз больше биомассы диатомовых, чем зеленых, то летом — всего в 3 раза. Однако в процентном соотношении интенсивнее выедались зеленые, а не диатомовые: летом — соответственно 42 и 8 % убыли биомассы группы, весной — соответственно 54 и 27 %. При равенстве среднелетних биомасс зеленых и синезеленых (табл. 1) в 3.5 раза больше терялось биомассы зеленых.

Соотношение между интенсивностью убыли и прироста биомассы рассмотрено в табл. 5. Установлено, что весной биомасса альгоценоза и доминирующей по

ТАБЛИЦА 5

Отношение убыль/прирост биомассы водорослей

Сезоны	Альгоценоз	Диатомовые	Зеленые
Весна	1.6	1.7	1.3
Лето	0.6	0.9	0.9
В среднем	1.0	1.2	0.9

биомассе группы диатомовых убывала интенсивнее, чем прирастала, а летом наоборот. В среднем за весенне-летний сезон суточная убыль биомассы альгоценоза уравновешивалась ее приростом, убыль биомассы диатомовых превышала прирост, убыль биомассы зеленых уступала приросту. Отношение убыль/прирост биомассы синезеленых (в июне и конце июля) было наибольшим из всех групп:1.8 и 1.9 соответственно.

Возникает вопрос о факторе, обеспечивающем высокое содержание фитопланктона в водоеме весной при убыли, превышающей прирост. Предположительно, в среднем участке Волжского плёса убыль компенсируется привносом фитопланктона из верхнего участка. Последний весной богаче с фитопланктоном, о чем свидетельствуют данные по биомассе (Елизарова, 1985) и хлорофиллу *а* (Минеева, 1986).

При любых потерях биомассы в водоеме обычно вычисляется отношение убыль/исходная биомасса. По результатам наших опытов, для синезеленых в среднем (июнь и конец июля) оно равнялось 1.5; для диатомовых весной — 1.2, летом — 1.0, в среднем — 1.1; для зеленых весной — 1.8, летом — 1.0, в среднем — 1.1; для альгоценоза весной — 1.2, летом — 0.7, в среднем — 0.9. Эти данные также указывают на превышение убыли биомассы над ее содержанием в водоеме. Однако по абсолютным величинам отношений убыль/прирост биомассы и убыль/исходная биомасса есть различие, связанное с составом фитопланктона. Так, для диатомовых и альгоценоза в целом отношение убыль/прирост выше, чем убыль/биомасса в 1.4 и 1.3 раза соответственно. Для зеленых напротив, отношение убыль/биомасса выше в 1.4 раза.

Заключение

Таким образом, в русловой части Волжского плёса Рыбинского водохранилища суточная убыль сырой биомассы всего фитопланктона составляла 4.901 мг/л в среднем за весенне-летний сезон, 15.664 мг/л весной, 2.21 — летом. Биомасса альгоценоза и диатомовых в эти сезоны на 70—90 % убывала вследствие перемещения водорослей, наиболее вероятно, со стоковым течением по старому руслу р. Волги. Убыль биомассы синезеленых по этой же причине была также существенной и сопоставима с потерей диатомовых. Наименьшей потерей биомассы отличались зеленые водоросли. Весной и летом обе составляющие фактически имели равные доли в их убыли. Потеря биомассы альгоценоза равнялась ее приросту в среднем за время исследования, в 1.6 раза превышала его весной и составляла 84 % от него летом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Елизарова В. А. Динамика и пространственное распределение фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., 1985. С. 199—223.

Елизарова В. А. Скорость роста фитопланктонного сообщества и отдельных групп водорослей в Рыбинском водохранилище // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 200—206.

Елизарова В. А. Влияние зоопланктона на интенсивность роста и продукцию сырой биомассы фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб., 1993. С. 53—73.

Елизарова В. А. Популяционный рост водорослей в водоеме // Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти, 1999. С. 51—68.

Елизарова В. А., Королева М. Б. Интенсивность роста фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с небольшими добавками фосфора и азота // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 189— 199.

Мамаева Н. В. Инфузории бассейна Волги. Л., 1979. 149 с.

Минеева Н. М. Закономерности формирования первичной продукции фитопланктона водоемов разного типа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1986. 196 с.

Садчиков А. П. Фито- и бактериопланктон мезотрофного озера и его потребление зоопланктоном: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 25 с.

Семенова Л. М. О питании Bosmina coregoni // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10. № 3. С. 39—46.

Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.; Л., 1966. С. 75—120.

Щербак В. И., Жданова Г. А. Влияние планктонных ракообразных на размеры колоний водорослей // Биология внутренних вод. Информ. бюл. 1985. № 67. С. 11—14.

De Bernardi R., Glussani G., Pedretti E. L. The significance of blue-green algae as food for filter feeding zooplankton: experimental studies on Daphnia spp. fed. by *Microcystic aeruginosa* // Verh. Intern. Ver. Limnol. 1981. Vol. 21. Pt 1. P. 447—487.

Carpenter S. R., Bergquist A. M. Experimental tests of grazing indicator based on chlorophyll *a* degradation products // Arch. Hydrobiol. 1985. Bd 102. H. 3. P. 303—317.

Ferguson A. I. D., Thompson J. M., Reynolds C. S. Structure and dynamics of zooplankton communities maintained in closed systems with special reference to the algae food supply // J. Plankton Res. 1982. Vol. 4. N 3. P. 523—543.

James M. R., Forsyth D. J. Zooplankton-phytoplankton interactions in a eutrophic lake // J. Plankton Res. 1990. Vol. 12. N 3. P. 455—472.

Köhler J., Bosse S. Growth and losses of phytoplankton studied with a new dialysis chamber technique along the river Spree // Arch. Hydrobiol. 1998. Bd 142. H. 1. P. 1—19.

Lund J. W. G., Kipling C., Le Cren E. D. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis estimations by counting // Hydrobiologia. 1958. Vol. 11. N 2. P. 143—170.

Moustaka-Gouni M., Tsekos I. The structure and dynamics of the phytoplankton assemblage in lake Volvi, Greece. II. Phytoplankton biomass and environmental factors // Arch. Hydrobiol. 1989. Bd 115. H. 4. P. 575-688.

Mulamootil G., McBean E. Retention time, a key decision factors in controlling algal biomass in man lakes // Can. J. Civ. Eng. 1983. Vol. 10. N 3. P. 450—455.

Ostrofsky M. L., Jacobs H. G., Rowan J. Evidence for the production of extracellular herbivore deterrents by *Anabaena flos-aquae* // Freshwater Biol. 1983. Vol. 13. N 6. P. 501—506.

Siersen M. E. Variable selectivity and the role of nutritional quality in food selection by a planktonic rotifer // Oikos. 1990. Vol. 59. N 2. P. 241—247.

Starkweather P. L. Trophic relationship between the rotifer Brachionus calyciflorus and the blue-green alga *Anabaena flos-aquae* // Verh. Intern. Ver. Limnol. 1981. Vol. 21. Pt 3. P. 1507—1514.

SUMMARY

A loss of the phytoplankton wet biomass, resulted from transition and grazing by zooplankton, was studied during the spring and summer time 1989 in the photic layer of the Volga Reach of the Rybinsk Reservoir. Daily losses of the biomass of phytoplankton and its group were determined in *in situ* experiments using unconcentrated phytoplankton. The parameter was calculated from the difference of a potential biomass growth (in dialysis vessels) and a real one (in the waterbody). In both spring and summer 70 to 90 % of the biomass of the algocenosis as a whole, diatoms and blue-greens were lost due to algae transition. The loss of the biomass of green algae was resulted from the both components. On the average during the period of the study, a daily loss of the algocenosis biomass was equal to its growth; in spring the loss was 1.6 times as much as the growth, in summer it made 84 % of the growth.

УДК 582.29

© Н. В. Малышева

ЛИШАЙНИКИ ГОРОДА ПСКОВА.
3. ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЛИШАЙНИКОВ НА ГОРОДСКОЙ ТЕРРИТОРИИ

N. V. MALYSHEVA. THE LICHENS OF PSKOV.
3. PECULIARITIES OF LICHEN DISTRIBUTION IN THE TOWN AREA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 19.05.2004

Рассмотрено распределение лишайников (83 вида) на территории г. Пскова. Показано, что оно носит мозаичный характер и связано с подходящими для лишайников местообитаниями и субстратами, историческим развитием города, особенностями использования элементов городского ландшафта. Выявлено увеличение числа видов лишайников от окраин к центру города. Приведены карты распределения числа видов лишайников на городской территории, а также нахождения редких индикаторных видов. Проведено сравнение с лихенофлорой мегаполиса (С.-Петербург) и малого города (Себеж, Псковская обл.).

Ключевые слова: лишайники, лихенофлора городов, Псков.

Данная работа является продолжением серии статей, посвященной лихенофлоре г. Пскова. Ранее был дан краткий анализ лихенофлоры и рассмотрено распределение эпифитных лишайников по древесным породам (в озеленении города большую долю оставляют интродуценты) (Малышева, 2004 а, б). Данная статья посвящена рассмотрению особенностей распределения лишайников на городской территории. В задачи входило: 1) выявление характера распределения лишайников на территории Пскова; 2) составление карт распределения числа видов лишайников на городской территории и нахождения редких, индикаторных видов; 3) выявление групп лишайников, различающихся по частоте встречаемости.

Материал и методика

Псков — важный административный, культурный, транспортный и промышленный центр на Северо-Западе России. Территория города составляет 95 км^2 (Полукошко, Шевельков, 2003). Реки Великая и Пскова делят город на 3 части: Центр (основная часть Пскова, расположенная на правом берегу р. Великой), Завеличье (левобережье р. Великой) и Запсковье (правобережье р. Псковы). Уже в древней планировке города выделялись улицы, являвшиеся продолжением важнейших дорог и сходившиеся к Крому. После перепланировки города по проекту 1778 г. радиальная система в отдельных районах (Окольный город, Запсковье) сочетается с прямоугольной сетью улиц. В застройке центра современного Пскова преобладают невысокие типовые дома XIX и начала XX вв. (Города..., 1998). Во время Великой Отечественной войны город был практически весь разрушен, сохранилось только 6 % жилого фонда (Псковская..., 2003). Псков вошел в число 15 древнерусских городов, подлежавших первоочередному восстановлению. По генеральным планам восстановления и развития 1945 и 1971 гг. учитывались расположение памятников архитектуры и требования экологии. Массовое жилье было сосредоточено преимущественно в Запсковье и Завеличье, где возводились многоэтажные, кирпичные и железобетонные дома. В современном Пскове преобладает машиностроение, развита легкая промышленность. Город хорошо озеленен, зеленые насаждения составляют 230 га (Полукошко, Шевельков, 2003). Здесь произрастает 219 видов древесных растений (Соколова, 2003).

Изучение распределения лишайников на городской территории проводилось методом сеточного картирования. Территория города разбивалась на квадраты со стороной 1 км. Внутри каждого квадрата регистрировались видовой состав лишайников, проективное покрытие, приуроченность к субстратам и местообитаниям. Тщательно исследовались различные субстраты — кора деревьев, фундаменты зданий, почва, гниющая древесина, железобетонные конструкции и т. п. Были изучены лишайники различных элементов городского ландшафта: исторических и современных садов и парков (включая арборетумы), некрополей, транспортных магистралей, набережных, жилых кварталов, промышленной зоны, лесопарков, в том числе на территории санаториев и курортов.

Работа по сбору лишайников проводилась в августе 2002 и частично в 2003 гг.

Всего на территории Пскова нами было собрано и определено свыше 2200 образцов лишайников. Определение проводилось в Лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

Для оценки частоты встречаемости видов лишайников на территории г. Пскова учитывалась доля квадратов, где встречаются лишайники, от общего числа квадратов обследованной территории города. Полученные значения разбивались на классы: I класс встречаемости — лишайники встречаются единично, II — редко (3—20 %), III — обычно (21—60 %), IV — часто (>60 %).

Проводилось также сравнение с распределением лишайников на территориях мегаполиса (С.-Петербург) (Малышева, 2003а) и малого города (Себеж, Псковская обл.) (Малышева, 2003б, в).

Названия видов лишайников приведены в основном по работе R. Santesson (1993) с учетом последних работ по систематике, латинские названия высших растений — по С. К. Черепанову (1995) и Н. Н. Цвелёву (2000).

Результаты и обсуждение

В результате проведенной работы было выяснено, что распределение найденных видов лишайников (83 вида) на территории Пскова имеет мозаичный характер (рис. 1). Это же явление отмечалось нами для лишайников мегаполиса С.-Петербурга (Малышева, 2003а) и для малого города Себеж (Малышева, 2003б). Больше всего лишайников встречается на коре деревьев в садах, парках, лесопарках, некрополях — там, где много зеленых насаждений. Мозаичность распределения лишайников на территориях городов связана, по-видимому, с наличием подходящих местообитаний и субстратов (рис. 2, 3), что подтверждается локальной концентрацией редких и индикаторных видов (рис. 4) на территории Пскова. Причем это явление не связано с размерами города: территория Пскова в 6 раз меньше таковой мегаполиса С.-Петербурга, а Себеж меньше Пскова в 40 раз.

Лишайники распределены на городской территории неравномерно. Наибольшее число видов (46) обнаружено в центральной части Пскова (в основном в пределах стен Окольного города и вокруг них), где расположены многие всемирно известные историко-культурные и архитектурные памятники. Здесь же находятся Летний и Ботанический сады, парки поймы р. Псковы и т. п. Еще в XIX в. благоустройству и озеленению центральной части города придавалось большое значение. Значительно меньше лишайников (15—19 видов) — на окраинах, в районах новостроек в Завеличье (исключение составляют дендропарк «Мирожка» и ансамбль

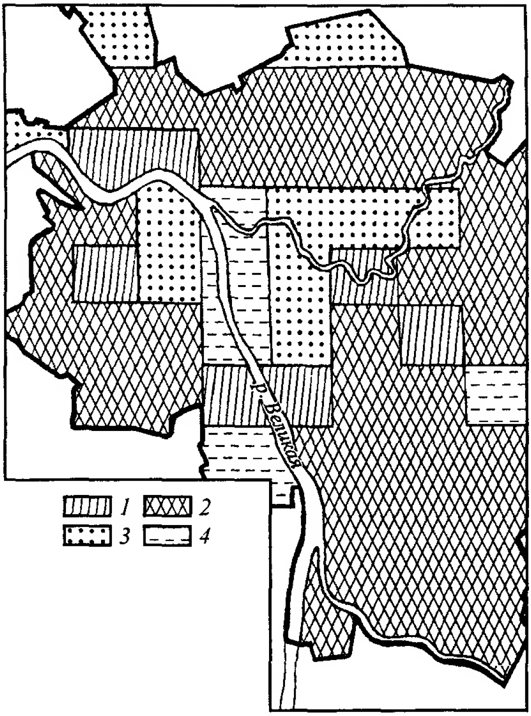


Рис. 1. Карта распространения лишайников г. Пскова.

Число видов лишайников: *1* — 1—10, *2* — 11—20, *3* — 21—30, *4* — >30. Масштабная линейка: 1 км.

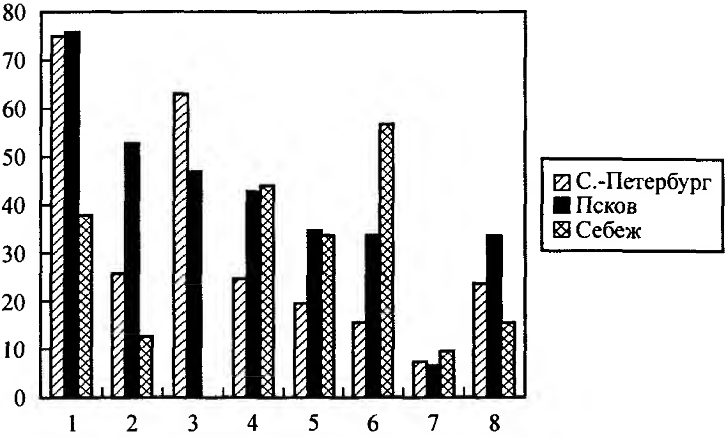


Рис. 2. Распределение лишайников по местообитаниям в мегаполисе (С.-Петербург), большом (Псков) и малом (Себеж) городах.

По оси абсцисс — местообитания: 1 — исторические парки, включая арборетумы; 2 — современные сады и парки; 3 — лесопарки; 4 — некрополи; 5 — набережные, 6 — жилые кварталы; 7 — промышленная зона; 8 — транспортные магистрали. По оси ординат — доля видов от общего числа, %.

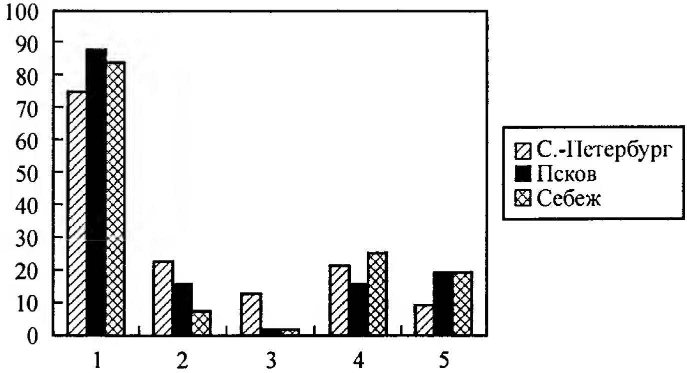


Рис. 3. Распределение лишайников по субстратам в мегаполисе (С.-Петербург), большом (Псков) и малом (Себеж) городах.

По оси абсцисс — субстраты: 1 — кора, 2 — камни, 3 — почва, 4 — древесина. 5 — искусственный субстрат (бетон, кирпич, пластмасса и т. п.). По оси ординат — доля видов от общего числа, %.

Мирожского монастыря) и в Запсковье (за пределами Окольного города). В промышленных районах (например, около льнокомбината, завода «Элтерм», мелькомбината и пр.) отмечается всего 4—10 видов лишайников (рис. 1). (Подробнее влияние атмосферного загрязнения на лишайники будет рассмотрено в следующей части работы).

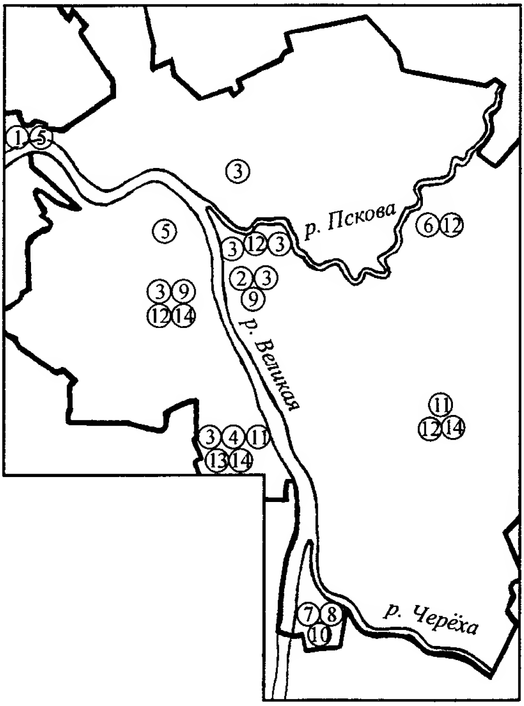


Рис. 4. Местонахождения редких и индикаторных видов лишайников на территории г. Пскова.

Виды лишайников: 1 — *Anaptychia ciliaris*, 2 — *Chaenotheca chrysocephala*, 3 — *Hypogymnia tubulosa*, 4 — *Melanelia septentrionalis*, 5 — *Opegrapha rufescens*, 6 — *Parmelina tiliacea*, 7 — *Peltigera canina*, 8 — *Peltigera praetextata*, 9 — *Pseudevernia furfuracea*, 10 — *Ramalina farinacea*, 11 — *Ramalina fraxinea*, 12 — *Tuckermannopsis chlorophylla*, 13 — *Usnea hitra*, 14 — *Usnea subfloridana*.

Особенностью г. Пскова является уменьшение числа видов лишайников от центра к окраинам города, обычно в городах наблюдается обратное явление (Малышева, 2003а). Это связано с хорошим озеленением центра города, хорошо продуманной планировкой при восстановлении его после войны, размещением промышленных предприятий на окраинах.

Виды лишайников различаются по частоте встречаемости. Выделено 4 класса встречаемости.

I класс встречаемости. По одному разу найдено 24 вида (29 % от общего числа видов). Это *Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins et Scheid., *Anaptychia ciliaris* (L.) Körb., *Arthopyrenia punctiformis* (Pers.) A. Massal., *Bacidia globulosa* (Flörke) Hafellner et V. Wirth, *B. pulchra* (Oxner) Oxner, *B. schaereri* De Not., *Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr., *Candelaria concolor* (Dicks.) Stein, *Chaenotheca chrysocephala* (Turner ex Ach.) Th. Fr., *Cladonia coniocraea* (Flörke) Spreng., *Lecania dubitans* (Nyl.) A. L. Sm., *L. koerberiana* J. Lahm., *L. naegelii* (Hepp) Diederich et P. Boem, *Lecanora intumescens* (Rebent.) Rabenh., *L. populicola* (DC.) Duby, *Melanelia exasperata* (De Not.) Essl., *M. septentrionalis* (Lynge) Essl., *M. subaurifera* (Nyl.) Essl., *Micarea nitschkeana* (J. Lahm. ex Rabenh.) Harm., *Parmelina tiliacea* (Hoffm.) Hale, *Peltigera canina* (L.) Willd., *P. praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf, *Ramalina farinacea* (L.) Ach., *Usnea hirta* (L.) Weber ex F. H. Wigg. В основном это виды, характерные для пригородных лесов, встречающиеся в крупных парках, лесопарках, некрополях. Интересным является нахождение порошкоплодного лишайника *Chaenotheca chrysocephala* в самом центре города у «Губернаторского дома» (ныне детская библиотека) на старом дубе. Экземпляр сильно поврежден, имеет отмерший таллом. Однако само произрастание данного «лесного» вида в недавнем прошлом в центре города является необычным.

II класс встречаемости. К редким можно отнести 31 вид лишайника (37 %). Для многих из них также (за исключением эпилитов) более характерно произрастание в парках и садах. Это *Buellia pharcidia* (Ach.) Malme, *Caloplaca decipiens* (Arnold) Blomb. et Forssell, *C. saxicola* (Hoffm.) Nordin, *Cladonia fimbriata* (L.) Fr., *Hypocenomyce scalaris* (Ach.) M. Choisy, *Hypogymnia tubulosa* (Schaer) Hav., *Lecania cyrtella* (Ach.) Th. Fr., *L. fuscella* (Schaer.) A. Massal., *Lecanora allophana* Nyl., *L. chlarotera* Nyl., *L. crenulata* Hook., *L. dispersa* (Pers.) Sommerf., *L. leptyrodes* (Nyl.) Degel., *Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel, *Melanelia. subargentifera* (Nyl.) Essl., *Opegrapha rufescens* Pers., *Phlyctis agelaea* (Ach.) Flot., *Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fümr., *Physconia detersa* (Nyl.) Poelt, *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy, *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, *Ramalina fraxinea* (L.) Ach., *Rinodina conveluxa* H. Magn., *R. exigua* (Ach.) Gray, *Scolociosporum sarothamni* (Vain.) Vězda, *Tuckermannopsis chlorophylla* (Willd.) Hale, *Usnea subfloridana* Stirt., *Verrucaria muralis* Ach., *V. nigrescens* Pers., *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr., *X. fallax* (Hepp) Arnold.

III класс встречаемости. К обычным относятся 15 видов лишайников (18 %). Приурочены они также в основном к городским зеленым насаждениям. За исключением *Candelariella aurella*, это эпифитные лишайники. Сюда относятся *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr., *C. vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg., *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Lecanora argentata* (Ach.) Malme, *L. carpinea* (L.) Vain., *L. pulicaris* (Pers.) Ach., *L. symmicta* (Ach.) Ach., *Lepraria incana* (L.) Ach., *Melanelia exasperatula* (Nyl.) Essl., *Phlyctis argena* (Spreng.) Flot., *Physcia dubia* (Hoffm.) Lettau, *Physconia distorta* (With.) J. R. Laundon, *P. enteroxantha* (Nyl.) Poelt, *Ramalina pollinaria* (Westr.) Ach., *Rinodina pyrina* (Ach.) Arnold.

IV класс встречаемости. К наиболее распространенным, часто встречающимся в г. Пскове, лишайникам относятся 13 видов (16 %). Это *Caloplaca holocar-*

pa (Hoffm.) A. E. Wade, *Candelariella xanthostigma* (Ach.) Lettau, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Lecanora hagenii* (Ach.) Ach., *Parmelia sulcata* Taylor, *Phaeophyscia nigricans* (Flörke) Moberg, *P. orbicularis* (Neck.) Moberg, *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier, *P. stellaris* (L.) Nyl., *P. tenella* (Scop.) DC., *Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda, *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr., *X. polycarpa* (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber. Они растут даже в загрязненных районах города.

Таким образом, распределение лишайников на территории г. Пскова носит мозаичный характер, что связано с подходящими для лишайников местообитаниями, историческим развитием города, особенностями использования элементов городского ландшафта. Наблюдается увеличение числа видов лишайников от окраин к центру города. В центральной, исторической части г. Пскова отмечается максимальное число видов лишайников (46), на окраинах — лишайников меньше (16—31 вид).

Благодарности

Выражаю глубокую признательность И. Г. Соколовой за ценные консультации, касающиеся сведений о г. Пскове, А. Н. Титову — за определение вида рода *Chaenotheca*, А. Г. Паукову — за помощь в техническом оформлении статьи, И. И. Макаровой — за внимательное прочтение рукописи.

Работа выполнена при поддержке Федеральной целевой программы «Интеграция» (договор № Э 0404).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Города России: Энциклопедия / Гл. ред. Г. М. Лаппо. М., 1998. 559 с.

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. СПб., 2003а. 100 с. (Тр. С.-Петерб. об-ва естествоисп. Сер. 3. Т. 79).

Малышева Н. В. Лишайники города Себежа // Природа Псковского края. 2003б. Вып. 15. С. 10—13.

Малышева Н. В. Лишайники малых городов Северо-Запада России // Бот. журн. 2003в. Т. 88. № 10. С. 40—50.

Малышева Н. В. Лишайники города Пскова. 1. Краткий анализ лихенофлоры // Бот. журн. 2004а. Т. 89. № 7. С. 1070—1077.

Малышева Н. В. Лишайники города Пскова. 2. Распределение эпифитных лишайников // Бот. журн. 2004б. Т. 89. № 8. С. 1276—1283.

Полукошко В. В., Шевельков В. В. Земля псковская. История и современность. Псков, 2003. 264 с.

Псковская энциклопедия. Псков, 2003. 912 с.

Соколова И. Г. Деревья и кустарники города Пскова // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 11. С. 79—86.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Запада России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Santesson R. Lichens and lichencolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

SUMMARY

The distribution of lichens (83 lichen species, 2200 samples, collected in 2002—2003 using the method of net mapping; net size 1 × 1 km) over the area of Pskov is considered. The mosaic distribution, dependant of different habitats and substrates, is discussed. The highest number of lichen species (46) is found in the town centre.

УДК 582.32 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 10

© О. М. Афонина

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ МХОВ МЫСА ЧЕЛЮСКИН (ПОЛУОСТРОВ ТАЙМЫР)

O. M. AFONINA. ADDITIONS TO THE MOSS FLORA OF CHELYUSKIN CAPE (TAIMYR PENINSULA)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: afonina@OA9086.spb.edu
Поступила 07.04.2004

В результате обработки коллекции мхов, собранной на мысе Челюскин (Таймырский п-ов) в 1937 г. гидрологом С. П. Махониным, выявлено 17 видов, ранее не приводимых для этого района. Проведена ревизия отдельных образцов, хранящихся в бриологическом гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), на основании которых для мыса Челюскин указывались виды, вызывавшие определенные сомнения. Установлено ошибочное определение 5 видов, которые исключаются из списка мхов этого района. В результате для мыса Челюскин в настоящее время известно 88 видов мхов.

Ключевые слова: флора, мхи, мыс Челюскин, полярные пустыни, Арктика.

Согласно В. Д. Александровой (1983), к полярным пустыням в Российской Арктике относятся Земля Франца-Иосифа*, острова Виктория, Визе, Ушакова и Уединения, северная оконечность Новой Земли, Северная Земля*, мыс Челюскин*, о-ва Де-Лонга*. В этих широтах мхам принадлежит ведущая роль в растительном покрове, но изучены они недостаточно. Только для территорий, отмеченных выше звездочкой, имеются сведения о мхах, основанные на результатах обработки различных коллекций, собранных как ботаниками, так и просто участниками экспедиций, работавших в этих районах. Бриологам не удавалось самим проводить исследования в полярных пустынях, поэтому любые сборы из высокоширотных регионов представляют интерес и являются источниками накопления данных о видовом составе флоры.

Поводом для написания данной статьи послужили результаты обработки коллекции мхов, собранной в 1937 г. на мысе Челюскин — самой северной точке евроазиатского материка (77°36′ с. ш., 103°17′ в. д.) гидрологом С. П. Махониным. Эта неопределенная коллекция, долгое время хранившаяся в бриологическом гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, содержит этикетки с очень краткой информацией условий произрастания мхов. Тем не менее, определение этой коллекции позволило получить дополнительные данные о флоре мхов этого района. Попутно были сделаны некоторые уточнения уже опубликованных данных на основании ревизии гербарных материалов с учетом последних монографических обработок родов *Dicranum*, *Encalypta*, *Hypnum*, *Racomitrium* и *Schistidium* (Nyholm, 1987; Frisvoll, 1983; Horton, 1983; Ando, 1994; Blom, 1996; 1998; Афонина, Андо, 2000).

Первые сведения о мхах мыса Челюскин содержатся в работе V. Brotherus (1910) и основаны на результатах обработки сборов мхов, сделанных в 1900—1903 гг. А. А. Бируля во время Русской полярной экспедиции на судне «Заря». Для мыса Челюскин указывается 14 видов мхов, наиболее распространенных и доминирующих в растительном покрове высокоширотной Арктики. Позднее H. Arnell (1918) для этого района привел 45 видов мхов на основе определения коллекции, собранной ботаником F. R. Kjellman 19—20 августа 1878 г. во время шведской экспедиции под командованием A. E. Nordenskiöld на шхуне «Вега». Для мыса Челюскин Arnell описал новую разновидность, *Grimmia gracilis* Schleich. var. *hyperborea*, которая сведена в синонимы к *Schistidium papillosum* Culm. (Blom, 1996). Указание о нахождении на мысе Челюскин *S. apocarpum* (Hedw.) B. S. G. является очень сомнительным, так как, согласно H. Blom (1996), это амфиатлантический вид, который имеет преимущественное распространение в горах Западной Европы, исключая Средиземноморскую область, а также встречается в Северной Америке на о-ве Ньюфаундленд. Для уточнения указания о нахождении *S. apocarpum* на мысе Челюскин необходимо изучение образца, определенного Arnell, который должен храниться в Стокгольме (S).

В 1973—1974 гг. на мысе Челюскин работали геоботаники И. Н. Сафронова и Н. В. Матвеева. Попутно со своими исследованиями они проводили сборы мхов. Эти мхи, а также небольшая коллекция, собранная в конце 1960-х годов геологом Д. И. Юрченко, были обработаны Л. С. Благодатских. По результатам этой обработки и с учетом данных Arnell (1918) для мыса Челюскин приводилось 74 вида листостебельных мхов (Благодатских и др., 1979).

В опубликованном списке некоторые указания нуждались в проверке в связи с появлением в последнее время систематических обработок по отдельным группам. В результате ревизии образцов, определенных как *Racomitrium canescens* (Hedw.) Brid., установлена их принадлежность к *R. ericoides* (Brid.) Brid. В гербарии (LE) хранится образец, собранный А. А. Бируля на мысе Челюскин и определенный В. Ф. Бротерусом и позднее А. Л. Абрамовой как *R. canescens*. После критического изучения он также был отнесен к *R. ericoides*. Листья у растений в этом образце килеватые в верхней части, а простая неветвящаяся жилка доходит до самого кончика, что характерно именно для *R. ericoides*. A. Frisvoll (1983) также указывает для мыса Челюскин *R. ericoides* на основании изучения образца, собранного А. А. Бируля и хранящегося в Стокгольме (S).

Изучение материала, определенного Благодатских как *Schistidium strictum*, показало, что он неоднороден. В результате ревизии часть образцов была отнесена мной к *S. grandirete* H. H. Blom, а часть — к *S. papillosum* Culm. 2 образца интенсивно черной окраски, собранные Н. В. Матвеевой 2.07.1974 г. и определенные Благодатских как *S. strictum*, в 1981 г. были переопределены B. Murray как *S. holmenianum* Steere et Brassard. Впоследствии этот вид был сведен в синонимы к *S. andreaeopsis* (Müll. Hal.) Laz. (Ochyra, Afonina., 1986; Frisvill, 1986). Согласно последним монографическим исследованиям (Blom, 1998), *S. andreaeopsis* и *S. holmenianum* являются самостоятельными видами, которые отличаются следующими признаками: 1) клетки в верхней части листа у *S. andreaeopsis* 10—12 против 7—9 мкм у *S. holmenianum* и соответственно 11—15 против 9—11(12) в нижней наиболее расширенной части листа; 2) клеточные стенки в верхней части листа у *S. andreaeopsis* темно-красные и сильно извилистые, в то время как у *S. holmenianum* они оранжевые или оранжевато-коричневые и слабо извилистые в верхней части листа; 3) жилка у *S. andreaeopsis* более слабая, незначительно выступающая на спинной стороне листа, в то время как у *S. holmenianum* она более сильная и высоко выступающая на спинной стороне. На основании этих признаков 2 образца с темной окраской отнесены к *S. andreaeopsis*.

Были пересмотрены образцы, определенные как *Dicranum angustum* H. Lindb. Согласно E. Nyholm (1987), у этого вида клетки листа не должны быть пористыми. У растений с мыса Челюскин в образцах, определенных как *D. angustum*, все клетки сильно пористые, что характерно для *D. laevidens* R. S. Williams. Указание *D. congestum* Brid. (Благодатских и др., 1979) также нуждается в проверке, поскольку систематическое положение этого вида в настоящее время неясное. Многие бриологи считают его синонимом *D. fuscescens* Sm. (Nyholm, 1987; Bellolio-Trucco, Ireland, 1990). В других случаях признается самостоятельность *D. flexicaule* Brid. (Nyholm, 1986; Frisvoll, Elvebakk, 1996), который ранее отечественными бриологами рассматривался в качестве разновидности *D. congestum* (Абрамова и др., 1961; Савич-Любицкая, Смирнова, 1970). К сожалению, в гербарии отсутствует материал, на котором основано указание *D. congestum* для мыса Челюскин, и решить этот вопрос не представляется возможным.

Вызывало сомнение указание для мыса Челюскин *Encalypta streptocarpa* Hedw. (Благодатских и др., 1979). Этот вид очень сходен с *E. procera* Bruch, и в стерильном состоянии их невозможно разграничить. Согласно D. Horton (1983), *E. streptocarpa* известна только из Европы и, возможно, является эндемиком для этой территории, а *E. procera* широко распространена в Голарктике, поэтому есть основания считать, что на мысе Челюскин встречается именно *E. procera*.

Ошибочным было указание *Trichostomum arcticum* Kaal. (=*T. cuspidatissimum* Cardot et Thér.). Соответствующий материал, хранящийся в гербарии, пересмотрен и определен как *Tortella arctica* (Arnell) Crudwell et Nyholm. Ревизия материала по роду *Hypnum* выявила ошибочное определение 2 образцов, собранных И. Н. Сафроновой и Н. В. Матвеевой в 1973 г. и В. В. Мазингом в 1974 г., как *H. subimponens* Lesq. Они были переопределены как *H. holmenii* Ando (Афонина, Андо, 2000).

На основании проведенной ревизии из списка мхов, ранее приводимых для мыса Челюскин, исключено 5 видов: *Dicranum angustum*, *Encalypta streptocarpa*, *Hypnum subimponens*, *Racomitrium canescens*, *Schistidium strictum*, *Trichostomum arcticum*. Их заменили *D. laevidens*, *E. procera*, *H. holmenii*, *R. ericoides*, *S. andreaeopsis*, *S. grandirete*, *S. papillosum* и *Tortella arctica*.

Определение образцов в коллекции С. П. Махонина позволило выявить 17 видов мхов, ранее не указываемых для мыса Челюскин, ниже они приведены в алфавитном порядке.

Aplodon wormskjoldii (Hornem.) Kindb. — Несколько крупных дерновинок с обильно спороносящими побегами, отмечен также в небольшой примеси среди других мхов.

Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaertn. et al. — Отмечен несколько раз в качестве примеси в смешанных дерновинках вместе с широко распространенными в данном районе видами — *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G. L. Sm., *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske и более редкими — *Cirriphyllum cirrosum* (Schwägr.) Grout, *Didymodon icmadophilus* (Schimp.) Saito, *Hypnum revolutum* (Mitt.) Lindb. Последние 2 вида ранее указывались только Arnell.

Bryum subneodamense Kindb. — Единичные побеги в крупной моховой дерновинке, образованной главным образом *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G.

Cirriphyllum cirrosum (Schwägr.) Grout. — В примеси среди *Bryum pseudotriquetrum*, *Didymodon icmadophilus*, *Hypnum revolutum* и широко распространенных *Polytrichastrum alpinum*, *Tomentypnum nitens*, *Sanionia uncinata*.

Dicranum acutifolium (Lindb. et Arnell) C. E. O. Jensen ex J. G. Weinm. — В дерновинке вместе с *Timmia austriaca* Hedw.

Hypnum cupressiforme Hedw. — Единичные стебельки среди *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwägr.

Mnium ambiguum H. Müll. — В небольшой примеси в моховой дерновинке, образованной главным образом *Hylocomium splendens.*

Plagiothecium cavifolium (Brid.) Z. Iwats. — В небольшой примеси в дерновинке из *Orthothecium chryseon* (Schwägr.) Schimp.

Pohlia beringiensis A. J. Shaw. — Отдельные стебельки в смешанных моховых дерновинках среди *Racomitrium ericoides* (Brid.) Brid. С выводковыми почками.

P. schimperi (Müll. Hal) A. L. Andrews. — В небольшой примеси среди *Dicranum elongatum* Schleich.

Racomitrium ericoides (Brid.) Brid. — На сухом уступе образует крупную чистую дерновинку с небольшой примесью *Arctoa andersonii* Wich. и *Pohlia beringiensis.*

Rhizomnium andrewsianum (Steere) T. J. Kop. — Отдельные побеги в дерновинке из *Oncophorus wahlenbergii* Brid.

Sanionia georgico-uncinata (Müll. Hal.) Ochyra et Hedenäs (=*S. nivalis* Hedenäs). — Образует небольшую чистую дерновинку.

Schistidium grandirete H. H. Blom. — Образует чистую дерновинку и отмечен также в примеси среди *Dicranum spadiceum* J. E. Zetterst. Впервые этот вид и *S. papillosum* для мыса Челюскин привел Blom (1996).

Tetraplodon mnioides (Hedw.) B. S. G. — Образует довольно крупную дерновинку и отмечен в примеси к *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Limprichtia revolvens* (Sw.) Loeske. Обильно спороносит.

T. paradoxus (R. Br.) I. Hagen. — Среди *T. mnioides.* Со спорогонами, которые находятся в плохой сохранности.

Tortella arctica (Arnell) Crundwell et Nyholm. — Образует обширные чистые дерновинки.

С учетом ревизии гербарных материалов и данных, полученных при определении коллекции, собранной С. П. Махониным, в настоящее время для мыса Челюскин известно 88 видов мхов.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49400).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 715 с.

Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 142 с.

Афонина О. М., Андо Х. Hypnum holmenii (*Musci, Hypnaceae*) в бриофлоре России // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 40—46.

Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В. Листостебельные и печеночные мхи мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 54—60.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л., 1970. 824 с.

Ando H. A revision of *Hypnum aemulans* Limpr., with records of a new species, *H. holmenii* (Sect. *Hamulosa*) from North America, Greenland and Finland // Hikobia. 1994. Vol. 11. N 4. P. 363—370.

Arnell H. W. Die Moose der Vega Expedition // Ark. Bot. 1918. Bd 15. N 5. S. 1—111.

Bellolio-Trucco G., Ireland R. R. A taxonomic study of moss genus *Decranum* (*Dicranaceae*) in Ontario and Quebec // Can. J. Bot. 1990. Vol. 93. P. 867—909.

Blom H. H. A revision of the *Schistidium apocarpum* complex in Norway and Sweden // Bryophytorum Bibliotheca. 1996. Bd 49. 333 p.

Blom H. H. Schistidium / Ed. by E. Nyholm. Illustrated flora of Nordic mosses. Fasc. 4. *Aulacomniaceae — Meesiaceae — Catoscopiaceae — Bartramiaceae — Timmiaceae — Encalyptaceae — Grimmiaceae — Ptychomitriaceae — Hedwigiaceae — Orthotrichaceae.* Nord. Bryol. Soc., Copenhagen-Lund, 1998. P. 287—330.

Brotherus V. F. Die Moose des arctischen Küstengebietes von Sibirien nach der Sammlung der Russischen Nordpolar-Expedition, 1900—1903 // Mem. Acad. Sci. St.-Petersb. Ser. 8. 1910. Bd 27. N 2. S. 1—15.

Frisvoll A. A. A taxonomic revision of the *Racomitrium canescens* group (*Bryophyta*, *Grimmiales*) // Gunneria. 1983. Vol. 41. 181 p.

Frisvoll A. A. The status of *Schistidium andreaeopsis*, with notes of the Krause collection from the Chuck Peninsula // Bryologist. 1986. Vol. 89. N 4. P. 276—278.

Frisvoll A. A., Elvebakk A. Part 2. *Bryophytes* / Ed. by A. Elvebakk et P. Prestrud. A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria. Norsk Polarinstitutt Skifter. 1996. Vol. 198. P. 57—172.

Horton D. G. A revision of the *Encalyptaceae* (*Musci*), with particular reference to the North American taxa. Part II // J. Hattori Bot. Lab. 1983. N 54. P. 353—532.

Nyholm E. Illustrated flora of Nordic mosses. Fasc. 1. *Fissidentaceae-Seligeriaceae* // Nord. Bryol. Soc., Copenhagen-Lund, 1987. P. 1—72.

Ochyra R., Afonina O. M. The taxonomic position and geographical distribution of *Grimmia andreaeopsis* C. Muel. (*Grimmiaceae, Musci*) — Polish Polar Research. 1986. Vol. 7. N 3. P. 319—332.

SUMMARY

Identification of the mosses collected on Chelyuskin Cape (Taimyr Peninsula) in 1937 by a hydrologist S. P. Machonin has allowed to reveal 17 species not known before for the region. As a result of a critical checking of some specimens kept in the bryological Herbarium of Komarov Botanical Institute RAS (LE), misidentifications of 5 species have been found, and the species have are excluded from the moss list of the region. At present, the moss flora of Chelyuskin Cape comprises 88 species.

УДК 582.594.2(470.22) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 10

© Т. Ю. Дьячкова,[1] А. С. Лантратова,[2] Н. В. Марковская[2]

СЕМЕЙСТВО *ORCHIDACEAE* ВО ФЛОРЕ КАРЕЛИИ

T. Yu. DYACHKOVA, A. S. LANTRATOVA, N.V. MARKOVSKAYA.
THE FAMILY *ORCHIDACEAE* IN THE FLORA OF KARELIA

[1] Институт биологии Карельского научного центра РАН
185610 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Факс (814—2) 76-98-10
E-mail: tamara@bio.krc.karelia.ru
[2] Петрозаводский государственный университет
185033 Петрозаводск, пр. Ленина, 33
Факс (814—2) 71-10-20
E-mail: botanica@mainpgu.karelia.ru
Поступила 29.01.2004
Окончательный вариант получен 06.04.2004

Сем. *Orchidaceae* занимает 8-е место в спектре ведущих семейств флоры Карелии. Оно включает 16 родов и 25 видов (без учета микровидов). Уточнен видовой состав и проведен эколого-ценотический анализ семейства в данном регионе. Среди представителей орхидных выявлено 6 типов ареалов, в основном — это евразиатские и голарктические виды. Показано распределение видов по флористическим районам Карелии. В спектре биоморф преобладают травянистые однолетники с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом, по типам местообитаний — виды болотных и лесных еловых экосистем. Разнообразны экоморфы орхидных, особенно по эдафическому фактору. 13 видов орхидных включены в Красную книгу Карелии (1995).

Ключевые слова: *Orchidaceae*, видовой состав, биоморфы, типы ареалов, экоморфы.

Сем. *Orchidaceae* представлено на территории Карелии 33 видами (с учетом микровидов) и 16 родами (Кравченко и др., 2000), занимая 8-е место в спектре ведущих семейств флоры Карелии (Гнатюк и др., 2003). Цель наших исследований — уточнение видового состава и проведение эколого-ценотического анализа орхидных на территории Карелии. В процессе анализа мы использовали данные по 25 макровидам (Аверьянов, 1983, 2000).

В работе были использованы материалы гербарных коллекций, хранящиеся в гербариях Петрозаводского государственного университета (PZV), Института биологии и Института леса (PTZ) Карельского научного центра РАН, Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), Главного ботанического сада РАН (MHA), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), Московского государственного педагогического университета (MOSP) и Хельсинкского университета (H), а также данные авторов. Наиболее богато сборы орхидных из Карелии представлены в Гербарии Петрозаводского госуниверситета (456 гербарных листов, относящихся к 21 виду). В создании гербарного фонда орхидных в Карелии наибольшую роль сыграли М. Л. Раменская, А. В. Кравченко, О. Л. Кузнецов, В. А. Зайкова, А. М. Крышень, М. В. Каштанов, Н. И. Ронконен, в Финляндии — J. P. Norrlin, R. B. Poppius, I. O. Bergroth. Всего более 100 коллекторов участвовали в пополнении коллекций орхидных в региональных и других гербариях.

Видовой состав орхидных анализировался в процессе многолетних полевых экспедиционных и стационарных исследований, проводимых на территории Карелии. Особое внимание уделялось сбору коллекций, таксономическому и эколого-ценотическому анализу. На лесо-болотном стационаре в Киндасово (южная Карелия) на постоянных пробных площадях осуществляется мониторинг популяций некоторых видов орхидей (Дьячкова, 1995, 1996а—в, 1998; 1999; Дьячкова, Омельчак, 2001). Популяционные исследования орхидей проводились и на уникальной природной территории Карелии — в Заонежье, на островах Кижского архипелага, которые входят в республиканский зоологический заказник «Кижский» (Омельчак, Дьячкова, 2001; Марковская, Дьячкова, 2003). В течение ряда лет инвентаризация и оценка состояния популяций некоторых видов орхидей, включенных в Красные книги, осуществлялась в заповеднике «Кивач» (Дьячкова и др., 1997; Кучеров и др., 1997; Дьячкова, Милевская, 1999; Дьячкова, Марковская, 2003).

На территории Карелии выделено 10 флористических районов (рис. 1), соответствующих биогеографическим провинциям финских натуралистов (Кравченко и др., 2000). Для каждой провинции определены таксономическая и географическая структуры флор, показывающие ведущие семейства и географические элементы. Кроме Выгозерского флористического района (провинция Kpor), сем. *Orchidaceae* в составе флор остальных районов входит в головную часть спектра, занимая 5—8-е места (Гнатюк и др., 2003). Таксономический состав его по флористическим районам Карелии представлен в табл. 1. Как видно из приведенных в табл. 1 данных, наибольшим видовым разнообразием орхидных отличаются Заонежский и Приладожский районы, в которых отмечены 23 и 22 вида соответственно. В Олонецком и Кемском районах произрастает 21 вид орхидных, 20 видов зафиксировано в Водлозерском флористическом районе. Наименьшее разнообразие орхидей отмечено в Выгозерском районе — только 6 видов. Возможно, это связано с общим более бедным составом флоры сосудистых растений и еще недостаточной изученностью этой территории в настоящее время (Кравченко, Кузнецов, 2001).

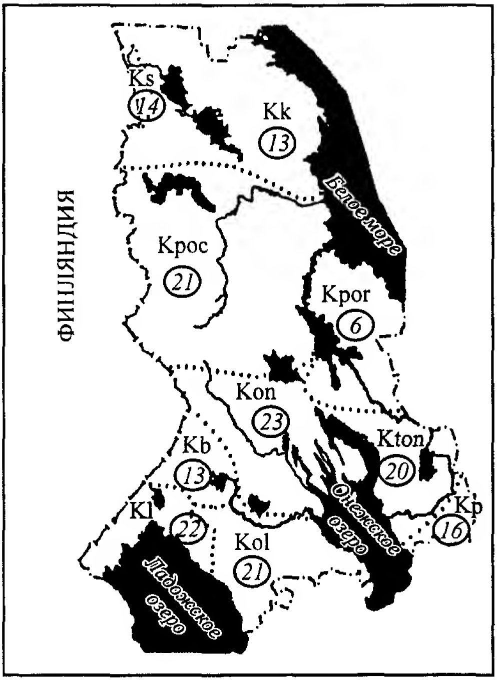


Рис. 1. Представленность сем. *Orchidaceae* во флористических районах и соответствующих им биогеографических провинциях Карелии.

Провинции Kl — Karelia ladogensis (Приладожский), Kol — Karelia olonetsensis (Олонецкий), Kp — Karelia pudogensis (Пудожский), Kb — Karelia borealis (Суоярвский), Kon — Karelia onegensis (Заонежский), Kton — Karelia transonegensis (Водлозерский), Kpoc — Karelia pomorica occidentalis (Кемский), Kpor — Karelia pomorica orientalis (Выгозерский), Ks — Regio Kuusamo (Имандровский), Kk — Karelia keretina (Топозерский). Цифрами указано число видов в районах.

Самыми распространенными видами сем. *Orchidaceae*, произрастающими во всех флористических районах, являются *Corallorhiza trifida*, *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza maculata*, *Goodyera repens*, *Listera cordata*, *Platanthera bifolia*. Редкими видами, которые отмечены только для 1—2 районов, являются *Dactylorhiza baltica*, *Liparis loeselii*, *Ophrys insectifera*, *Platanthera chlorantha* (табл. 1).

Ареалы орхидных Карелии, согласно классификации типов ареалов орхидных России (Татаренко, 1996), относятся к 6 типам (рис. 2). Больше половины карельских орхидей (64 %) — евразиатские и голарктические виды, составляющие по 32 % от общего числа видов (рис. 2). В составе семейства 1 европейско-средиземноморский вид (*Platanthera chlorantha)* и европейско-малоазиатско-сибирский вид (*Platanthera bifolia*). Преобладание евразиатских и голарктических видов характерно для всей флоры Карелии.

По классификации жизненных форм, предложенной для орхидных России (Татаренко, 1996), спектр биоморф карельских орхидей сформирован 11 типами (рис. 3). Наибольшее число видов (36 %) относится к жизненной форме вегетативных однолетников с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом. Это виды рода *Dactylorhiza*, а также *Gymnadenia conopsea* и *Coeloglossum viride*.

Эколого-фитоценотический анализ показал, что места произрастания орхидных в Карелии довольно разнообразны. Их можно объединить в 14 типов (табл. 2). Видами с широкой экологической амплитудой (встречаются в 12—14 типах местообитаний) являются *Coeloglossum viride*, *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza ma-*

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов сем. *Orchidaceae* по биогеографическим провинциям Карелии

Виды	Провинции									
	Kl	Kol	Kp	Kb	Kon	Kton	Kpoc	Kpor	Ks	Kk
Calypso bulbosa L. Oakes	+	+	+		+	+			+	+
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.	+	+	+		+	+			+	+
Corallorhiza trifida Châtel.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cypripedium calceolus L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Dactylorhiza cruenta (O. F. Muel.) Soó	+	+			+	+	+		+	
D. fuchsii (Druce) Soó	+	+	+	+	+	+	+			
D. incarnata (L.) Soó	+	+	+	+	+	+	+		+	+
D. baltica (Klinge) Orlova		+			+					
D. maculata (L.) Soó	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
D. traunsteineri (Saut.) Soó	+	+	+	+	+	+	+		+	+
Epipactis atrorubens (Hoffm. ex Bernh.) Bess.	+				+	+				
E. helleborine (L.) Crantz	+	+	+		+	+	+			
E. palustris (L.) Crantz	+	+	+	+	+	+				
Epipogium aphyllum Sw.	+	+			+		+			+
Goodyera repens (L.) R. Br.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.	+	+	+	+	+	+	+		+	+
Hammarbya paludosa (L.) O. Kuntze	+	+			+	+	+		+	+
Liparis loeselii (L.) Rich.			+							
Listera cordata (L.) R. Br.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
L. ovata (L.) R. Br.	+	+	+	+	+	+	+		+	
Malaxis monophyllos (L.) Sw.	+	+		+	+	+				
Neottia nidus-avis (L.) Rich.	+	+			+	+				
Ophrys insectifera L.					+					
Platanthera bifolia (L.) Rich.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
P. chlorantha (Cust.) Reichenb.	+									
Всего видов	22	21	16	13	23	20	21	6	14	13
% от общего числа видов	88	84	64	52	92	80	84	24	56	52

Примечание. Биогеографические провинции представлены на рис. 1.

culata, *Goodyera repens*. Строго облигатными видами болотных местообитаний являются *Dactylorhiza incarnata*, *D. baltica*, *D. traunsteineri*, *Epipactis palustris*, *Hammarbya paludosa*, *Ophrys insectifera*. Наибольшее число видов орхидей встречаются, как видно из приведенных данных, в составе болотных и лесных, в частности еловых, экосистем. В рудеральных местообитаниях (дороги, придорожные насыпи) чаще встречаются *Dactylorhiza fuchsii*, *D. maculata*, *Platanthera bifolia*.

Согласно классификации эколого-ценотических групп М. Л. Раменской (1983), в региональной флоре Карелии виды семейства относятся к 7 группам. Наибольшее число видов орхидных включены в лесную и болотно-лесную группы (рис. 4).

В Карелии, где заболоченность территории составляет более 30 %, некото-

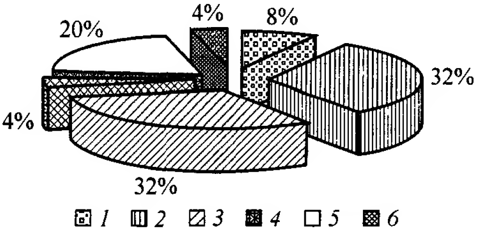


Рис. 2. Соотношение типов ареалов в орхидных Карелии.

Типы ареалов: *1* — европейский, *2* — евразиатский, *3* — голарктический, *4* — европейско-средиземноморский, *5* — евросибирский, *6* — европейско-малоазиатско-сибирский.

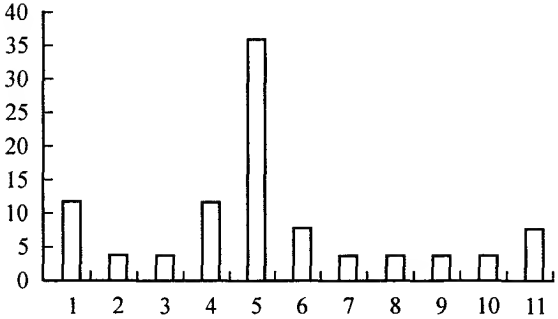


Рис. 3. Соотношение биоморф в составе сем. *Orchidaceae* в Карелии.

По оси абсцисс — биоморфы: 1 — короткокорневищная; 2 — длиннокорневищная летнезеленая; 3 — короткокорневищно-клубнелуковичная зимнезеленая; 4 — корневищная с надземным побеговым клубнем; 5 — вегетативного однолетника с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом; 6 — вегетативного однолетника с утолщенным веретеновидным стеблекорневым тубероидом; 7 — вегетативного однолетника со сферическим стеблекорневым тубероидом на коротком столоне; 8 — короткокорневищная, облигатно-корнеотпрысковая; 9 — ползучекорневищная, вечнозеленая; 10 — бесхлорофилльная, короткокорневищная с запасающими корнями; 11 — бесхлорофилльная, коралловиднокорневищная. По оси ординат — доля, %.

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов сем. *Orchidaceae* Карелии по типам местообитаний

Виды	Местообитания													
	СЛ	ЕЛ	МлЛ	СмЛ	ЛЛ	ЗЛ	ЛП	К	Б	СхЛ	НЛ	Т	Р	С
Calypso bulbosa	+	++		+			+		+				+	+
Coeloglossum viride	+	+	+	++	+	+	+	+	++	+	++	+	+	+
Corallorhiza trifida	+	++	+	+		+	+	+	++		+	+		
Cypripedium calceolus	+	++	+	+	+	++	+	+	++		+		+	+
Dactylorhiza cruenta		+					+	+	++		+			
D. fuchsii	+	+	+				+	+	+			+	++	
D. incarnata						+	+	+	+++		++		+	
D. baltica									+					
D. maculata	++	++	+	+		+	+	+	+++	+	+	+	+	
D. traunsteineri	+	+		+		+		+	+++		++			+
Epipactis atrorubens	+		+										+	+
E. helleborine	+	++	++	+		+	+	+	+		+		+	+
E. palustris			+	+					++		+		+	
Epipogium aphyllum		+	+	+		+						+		
Goodyera repens	++	+++	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+
Gymnadenia conopsea	+		+	+		+	+	+	++	++	++	+	+	
Hammarbya paludosa			+			+			++		+	+		
Liparis loeselii									+					
Listera cordata	+	+++	+	+		+	+		++		+	+	+	
L. ovata	+	+	++	+		+	+	+	++		++		+	
Malaxis monophyllos		+	+	+		+	+	+	+		+		+	
Neottia nidus-avis	+	+	++	+	+	+	+				+		+	
Ophrys insectifera									+					
Platanthera bifolia	++	++	++	++			+	+	+		+	+	+	
P. chlorantha										+				

Примечание. В столбиках для видов указано число гербарных сборов с каждого местообитания: «+» — число сборов от 1 до 10; «++» — от 11 до 50 и «+++» — более 50. Местообитания: Б — болото, ЕЛ — еловый лес, ЗЛ — заболоченный лес, К — заросли кустарников, ЛЛ — липняк, ЛП — лесные поляны и тропы, МлЛ — мелколиственный лес, НЛ — низинный луг, Р — рудеральные местообитания, СЛ — сосновый лес, СмЛ — смешанный лес, СхЛ — суходольный луг, Т — тундра.

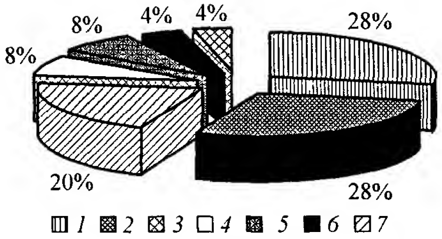


Рис. 4. Соотношение эколого-ценотических групп в составе сем. *Orchidaceae* в Карелии.

Эколого-ценотические группы: *1* — лесная, *2* — болотно-лесная, *3* — болотно-луговая, *4* — луговая, *5* — болотная, *6* — лесо-луговая, *7* — южно-лесная.

рые виды орхидных являются неотъемлемыми компонентами и диагностическими видами болотных фитоценозов. Так, например, *Epipactis palustris* произрастает на болотах в растительных сообществах евтрофных и мезоевтрофных травяно-сфагновых болотных участков. Его можно отнести к видам-индикаторам «богатых» по минеральному питанию болот и болотных участков с грунтовым напорным питанием. Сообщества с *E. palustris* относятся в Карелии к евтрофному классу, асс. Equisetum palustre-Sphagnum warnstorfii (Кузнецов, 2002). Большое участие в сложении растительного покрова евтрофных и мезотрофных болот принимают также виды рода *Dactylorhiza.*

Анализ экоморф орхидных Карелии проведен по характеристике их экологических особенностей с использованием шкал Е. Ландольта (Landolt, 1977) по литературным данным с корректировками для орхидных Европейской России (Вахрамеева и др., 1994). Полученные результаты (рис. 5) свидетельствуют о большом диапазоне толерантности орхидных, произрастающих в Карелии, особенно по характеру эдафического фактора. Большинство видов по фактору освещенности относится к полутеневым и теневым растениям, произрастающим на умеренно увлажненных слабокислых (pH 4.5—7.5), иногда на нейтральных и слабощелочных почвах. По отношению к механическому составу почвы орхидные представлены 2 экоморфами: к первой относятся виды хорошо аэрируемых мелкопесчаных почв, ко второй — виды плохо аэрируемых торфянистых и глинистых почв. Преобладающая часть орхидей произрастает на бедных почвах и небольшое их число обитает на очень бедных или среднебогатых почвах.

Многие виды сем. *Orchidaceae* подлежат охране на территории республики и включены в Красные книги разного ранга. Все виды семейства запрещены к сбору специальным Постановлением Совета Министров Карельской АССР от 1979 г. В «Красную книгу Карелии» (1995) включены 13 видов сем. *Orchidaceae*, имеющих разный статус охраны, из них 7 видов включены в «Красную книгу РСФСР» (1988).

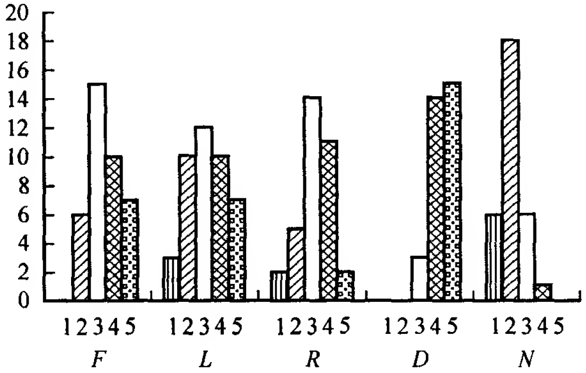


Рис. 5. Экоморфы орхидных Карелии по шкале E. Landolt (1977).

По оси ординат — число видов; по оси абсцисс — ступени шкал (1—5).

F — влажность, *L* — освещенность, *R* — реакция почвы, *D* — механический состав почвы, *N* — богатство почвы.

ТАБЛИЦА 3

Виды сем. *Orchidaceae*, подлежащие охране и произрастающие на территории Карелии и в сопредельных регионах

Виды	Категории МСОП* в Красных книгах					
	РСФСР (1988)	Карелии (1995)	Восточной Фенноскандии (Red..., 1998)**	Ленинградской обл. (2000)	Мурманской обл. (по: Red..., 1998)	Финляндии (Rassi, 2001)
Calypso bulbosa	3	3	3	1	3	VU
Cypripedium calceolus	3	4	4	3	1	VU
Coeloglossum viride				2		
Corallorhiza trifida					3	
Dactylorhiza cruenta		3	3			VU
D. fuchsii						
D. incarnata					3	NT
D. baltica	2	0		3		
D. maculata						
D. traunsteineri	2	4		2	4	VU
Epipactis atrorubens		2	2	2	3	NT
E. helleborine						
E. palustris		3	3			VU
Epipogium aphyllum	4	3	3	2	2	VU
Goodyera repens						
Gymnadenia conopsea					4	VU
Hammarbya paludosa					3	
Liparis loeselii	3	1	1	1		EN
Listera cordata						
L. ovata					2	
Malaxis monophyllos		2	2		1	VU
Neottia nidus-avis		3	3	3		
Ophrys insectifera	2	0	0	2		VU
Platanthera bifolia					1	
P. chlorantha		2	2			
Всего видов со статусом охраны	7	13	11	10	12	12

Примечание. * — в таблице приведены категории охраны МСОП (IUCN, 1978) из Красных книг Карелии, Ленинградской и Мурманской областей, Восточной Фенноскандии, категории Красной книги Финляндии (EN — исчезающий вид, VU — уязвимый, NT — потенциально уязвимый); ** — категории для территории Карелии.

Как видно из данных табл. 3, многие виды орхидных Карелии охраняются и на сопредельных территориях: в Ленинградской и Мурманской областях, в Финляндии. Некоторые виды (*Dactylorhiza baltica*, *Epipactis palustris*, *Ophrys insectifera*) кроме того что являются редкими, в Карелии находятся у северных границ своих ареалов, и поэтому изучение их популяций представляет специальный научный интерес.

Многие виды орхидей Карелии произрастают на особо охраняемых природных территориях: в заповедниках «Кивач» и «Костомукшский», в национальных парках «Водлозерский» и «Паанаярви», в региональных заказниках.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Род *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) в СССР // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 7. С. 889—895.

Аверьянов Л. В. Орхидные (*Orchidaceae*) Средней России // Turczaninowia. 2003. Т. 3. № 1. С. 30—53.

Вахрамеева М. Г., Татаренко И. В., Быченко Т. М. Экологические характеристики некоторых видов евразиатских орхидных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 75—82.

Гнатюк Е. П., Кравченко А. В., Крышень А. М. Флористическое районирование: состояние и перспективы // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск, 2003. С. 98—105.

Дьячкова Т. Ю. Популяционное изучение редких видов флоры болот с целью оценки оптимального режима их существования // Экосистемы Севера: структура, адаптация, устойчивость. М., 1995. С. 58—64.

Дьячкова Т. Ю. Ценопопуляции орхидных на территории лесо-болотного заказника в Киндасово // Тез. докл. конф. «Эколого-биологическое обоснование гидролесомелиорации и реконструкции лесоосушительных систем». Петрозаводск, 1996а. С. 59—60.

Дьячкова Т. Ю. Оценка состояния популяций видов орхидных в Карелии // 50 лет Карельскому научному центру Российской академии наук: Тез. докл. Петрозаводск, 1996б. С. 44—45.

Дьячкова Т. Ю. Мониторинг популяций некоторых видов орхидных в Карелии // V науч. конф. памяти А. А. Уранова: Тез. докл. Кострома, 1996в. Ч. II. С. 35—36.

Дьячкова Т. Ю. Структура ценопопуляций видов семейства *Orchidaceae* в Карелии // Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 1998. С. 87—97.

Дьячкова Т. Ю. Биология некоторых видов орхидных в южной Карелии // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Фенноскандии: Тез. докл. Междунар. конф. Петрозаводск, 1999. С. 20— 21.

Дьячкова Т. Ю., Марковская Н. В. Орхидные в составе особо охраняемых территорий Карелии / Биол. вестн. Харьков, 2003. Т. 7. № 1—2. С. 30—32.

Дьячкова Т. Ю., Милевская С. Н. Изучение редких и охраняемых растений в заповеднике «Кивач» // Беловежская пуща на рубеже третьего тысячелетия. Минск, 1999. С. 210—211.

Дьячкова Т. Ю., Милевская С. Н., Скороходова С. Б. Распространение и состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. в заповеднике «Кивач» (Карелия) // Бот. журн. 1997. Т. 82. Вып. 2. С. 90—96.

Дьячкова Т. Ю., Омельчак Н. В. Популяционная биология орхидных Карелии // Проблемы сохранения биоразнообразия в наземных и морских экосистемах Севера. Апатиты, 2001. С. 13—14.

Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1995. 286 с.

Красная книга природы Ленинградской области. Т. 2. Растения и грибы. СПб., 2000. 672 с.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Кузнецов О. Л. Распространение и встречаемость сосудистых растений по флористическим районам Карелии. Петрозаводск, 2000. 75 с.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Особенности биогеографических провинций Карелии на основе анализа флоры сосудистых растений // Биогеография Карелии. Тр. Карельского НЦ РАН. Сер. «Биология». Петрозаводск, 2001. Вып. 2. С. 59—64.

Кузнецов О. Л. Использование эколого-ценотических групп видов при разработке классификации растительности болот Карелии // Вестн. Томск. гос. ун-та. 2002. № 2. С. 111—115.

Кучеров И. Б., Милевская С. Н., Дьячкова Т. Ю. Ботанические исследования в заповеднике «Кивач»: состояние и перспективы // Охраняемые природные территории. СПб., 1997. С. 31—38.

Марковская Н. В., Дьячкова Т. Ю. Орхидные в составе флоры островов Кижского архипелага // Экологические проблемы севера. Межвуз. сб. науч. тр. Архангельск, 2003. Вып. 6. С. 147—149.

Омельчак Н. В., Дьячкова Т. Ю. Орхидные республиканского зоологического заказника «Кижский» // Биоразнообразие европейского Севера: Тез. докл. Междунар. конф. Петрозаводск, 2001. С. 126—127.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 213 с.

Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с.

IUCN Plant Red Data Book. Morges: IUCN, 1978. 540 p.

Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. Zürich, 1977. Hf. 64. S. 1—1208.

Rassi P., Alanen A., Kanerva T., Mannerkoksi I. Suomen lajien uhanalaisuus 2000. Helsinki, 2001. 432 s.

Red Data Book of East Fennoscandia. Helsinki, 1998. 351 p.

SUMMARY

There are 25 species of 16 genera of *Orchidaceae* occurring in Karelia (microspecies are not regarded). Biodiversity of orchids in Karelia is the highest in Karelia Onegensis and Karelia Ladogensis biogeographical districts. More than a half of Karelian orchids are Holarctic and Eurasian species. Predominant biological forms are perennials with bulbs on roots. Main habitats of orchids are mires and spruce forests. 13 of 25 orchid species in Karelia are redlisted.

УДК 581.9 (571.52) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 10

© Д. Н. Шауло, И. А. Артемов

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ ТУВЫ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 20 ЛЕТ (1984—2003 гг.)

D. N. SHAULO, I. A. ARTEMOV. ADDITIONS TO THE FLORA OF TUVA FOR THE LAST 20 YEARS (1984—2003)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Поступила 23.12.2003
Окончательный вариант получен 06.05.2004

За время, прошедшее после опубликования «Определителя растений Тувинской АССР» (1984), на территории Тувы отмечено более 50 новых для науки видов сосудистых растений и найдено около 150 видов, ранее известных из других районов Сибири и Центральной Азии. Приводится перечень новых для Тувы видов.

Ключевые слова: сосудистые растения, новые виды, Тува.

Расположенная на юге Сибири Тува в системе гор Алтае-Саянского региона занимает центральное положение, соединяя его западную алтайскую и восточносаянскую части. На этой сравнительно небольшой территории обширные степные и пустынно-степные межгорные котловины (Убсунурская, Центрально-Тувинская, Турано-Уюкская) чередуются с аридными горами на юге республики (Танну-Ола, Цаган-Шибэту, Сангилен) и мощными горными поднятиями, которые характеризуются гумидными условиями, на севере и востоке (Западный и Восточный Саяны). Разнообразие рельефа, климатических условий и почв обусловили большое разнообразие растительного покрова, что позволяет рассматривать эту территорию как чрезвычайно репрезентативную при изучении флористического разнообразия.

Ботанические исследования в Туве ведутся уже почти 200 лет. Первыми исследователями флоры этого региона были Х. Ф. Лессинг, П. И. Чихачев, Г. Н. Потанин, Н. М. Мартьянов, В. В. Сапожников, П. Н. Крылов, Б. К. Шишкин. Среди них следует выделить Крылова и Шишкина. Так, Крылов в 1892 г. собрал большую коллекцию растений из Центральной Тувы, с Восточного Танну-Ола, Восточно-Тувинского нагорья и из Тоджинской котловины. Эти исследования продолжил Шишкин. В 1914 г. была опубликована его работа «Очерки Урянхайского края», где помещен первый полный список сосудистых растений с указанием для Тувы 900 видов. В конце 1940-х годов огромную работу по изучению флоры Тувы проделали К. А. Соболевская и А. И. Шретер. Соболевская опубликовала «Конспект флоры Тувы» (1953), содержащий сведения о 1326 видах растений. Ее исследования в Туве продолжили сотрудники Центрального сибирского ботанического сада (г. Новосибирск). Основная часть работ выполнялась под руководством И. М. Красноборова. Логичным завершением этих исследований было опубликование «Определителя растений Тувинской АССР» (1984), в котором помещена информация о 1782 видах сосудистых растений, относящихся к 507 родам и 112 семействам. Во «Флоре Сибири» (1987—1997) для Тувы приводится уже около 1900 видов.

За время, прошедшее после опубликования «Определителя...», на территории Тувы отмечено более 50 новых для науки видов (описанных из Тувы или соседних территорий) и найдено около 150 видов растений, ранее известных из других регионов Сибири и Центральной Азии. Также обнаружены новые местонахождения редких видов, в том числе и занесенных в «Красную книгу Республики Тыва» (1999).

Следует обратить внимание на то, что современное представление о систематическом составе флоры Тувы в определенной степени отличается от приводимого в «Определителе Тувинской АССР» (1984) вследствие изменения статуса ранее описанных таксонов, применения новых номенклатурных комбинаций и переопределения гербарных образцов. Так или иначе, изменения коснулись 250 видов, приводимых в «Определителе...». Все это делает актуальным подготовку исправленного и дополненного определителя растений Тувы, уже давно ставшего библиографической редкостью.

Не менее актуальным представляется и подготовка «Флоры Тувы» — издания, в котором, помимо сведений о видовом составе и ключей, будут приведены и описания видов и надвидовых таксонов, сведения о классических местонахождениях и типовых образцах, данные о числах хромосом и пр. Подобное обобщение для растений флоры Тувы ранее не выполнялось и инициативный проект по подготовке «Флоры Тувы», выполняемый совместно сотрудниками нескольких ботанических учреждений России, получил поддержку Российского фонда фундаментальных исследований.

Ниже приводятся списки видов, описанных: 1) в 1984—2003 гг. с территории Тувы; 2) за ее пределами, но встречающихся на территории Тувы; 3) обнаруженных в Туве после опубликования «Определителя растений Тувинской АССР» (1984). Кроме первоисточника, в номенклатурной цитате вида сделана ссылка на «Флору Сибири» (1987—1997), поскольку в этой многотомной монографии приводятся наиболее полные на настоящее время данные по распространению большинства из упоминаемых в статье видов.

Новые для науки виды, описанные в 1984—2003 гг. с территории Тувы

Potamogetonaceae. Potamogeton austrosibiricus Kaschina, 1986, Новое о флоре Сибири: 243 («*austro-sibiricus*»); ead., 1988, Фл. Сиб. 1 : 97. В сводке С. К. Черепанова (1995) вид рассматривается в качестве синонима *P. rostratus* Hagstr.

Poaceae. Agrostis tuvinica Peschkova, 1990, Фл. Сиб. 2 : 112. *Bromopsis austrosibirica* Peschkova, 1986, Новости сист. высш. раст. 23 : 28; ead., 1990, Фл. Сиб. 2 : 61. *Leymus sphacelatus* Peschkova, 1985, Бот. журн. 70, 11 : 1555; ead., 1990, Фл. Сиб. 2 : 51. *L. tuvinicus* Peschkova, 1985, Бот. журн. 70, 11 : 1557; ead., 1990, Фл. Сиб. 2 : 52. *Stipa barchanica* Lomonosova, 1990, Фл. Сиб. 2 : 224.

Cyperaceae. Eleocharis tuvinica Bubnova, 1986, Бот. журн. 71, 10 : 1405; ead., 1990, Фл. Сиб. 3 : 30.

Alliaceae. Allium austrosibiricum Friesen, 1987, Фл. Сиб. 4 : 66. *A. tuvinicum* (Friesen) Friesen, 1987, Фл. Сиб. 4 : 75. — *A. stellerianum* Willd. subsp. *tuvinicum* Friesen, 1985, Новости сист. высш. раст. 22 : 75. *A. vodopjanovae* Friesen, 1985, Бот. журн. 70, 9 : 1248; id., 1987, Фл. Сиб. 4 : 77.

Santalaceae. Thesium tuvense Krasnob., 1992, Фл. Сиб. 5 : 86.

Ranunculaceae. Aquilegia tuvinica. I. M. Vassil., 1992, Бот. журн. 77, 9 : 67. *Aconitum krasnoboroffii* Kadota, 1994, Journ. Jap. Bot. 69, 4 : 214.

Fabaceae. Astragalus teskhemicus Sytin et Shaulo, 2003, Новости сист. высш. раст. 35 : 128. *Hedysarum chaiyrakanikum* Kurbatsky, 1990, Сист. зам. Герб. Томск.

ун-та, 88 : 1; id., 1994, Фл. Сиб. 9 : 157. *Oxytropis borissoviae* Polozh., 1990, Новости сист. высш. раст. 27 : 97; ead., 1994, Фл. Сиб. 9 : 148.

Violaceae. Viola tuvinica. Vl. Nikit., 2002, Новости сист. высш. раст. 34 : 126.

Gentianaceae. Gentiana sangilenica (V. Zuev) Czer. — *Dasystephana sangilenica* Zuev, 1992, Бот. журн. 77, 2 : 96; id., 1997, Фл. Сиб. 11 : 64. *Gentiana variegata* (V. Zuev) Czer. — *Ciminalis variegata* Zuev, 1986, Бот. журн. 71, 10 : 1406; id., 1997, Фл. Сиб. 11 : 73.

Boraginaceae. Craniospermum tuvinicum Ovczinnikova, 2000, Бот. журн. 85, 12 : 84. — *C. mongolicum* auct. non. Johnst.: Овчинникова, 1997, Фл. Сиб. 11 : 154. *Eritrichium alpinum* Ovczinnikova, 1999, Turczaninowia, 2, 4 : 21. *Lappula tuvinica* Ovczinnikova, 1997, Фл. Сиб. 11 : 142.

Scrophulariaceae. Veronica polozhijae Revusch., 1990, Сист. зам. Герб. Томск. ун-та, 88 : 3 («*polozhiae*»); Положий, 1996, Фл. Сиб. 12 : 40.

Asteraceae. Hieracium chamyjashense Tupitzina, 1994, Бот. журн. 79, 7 : 117; ead., 1997, Фл. Сиб. 13 : 315. *H. czadanense* Tupitzina, 1994, Бот. журн. 79, 7 : 117; ead., 1997, Фл. Сиб. 13 : 323. *H. sangilense* Tupitzina, 1994, Бот. журн. 79, 7 : 120; ead., 1997, Фл. Сиб. 13 : 321. *Saussurea czichaczevii* Maneev et Krasnob., 1985, Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. 18, 3 : 8; Серых, 1997, Фл. Сиб. 13 : 200. *Taraxacum krylovii* A. Krasnikov et V. Khan., 1997, Фл. Сиб. 13 : 280.

Виды, описанные в 1984—2003 гг. из районов, находящихся вне Тувы и встречающиеся на территории республики

Sparganiaceae. Sparganium rothertii Tzvel., 1984, Новости сист. высш. раст. 21 : 234; Тимохина, 1988, Фл. Сиб. 1 : 92. (Описан из Амурской обл.).

Poaceae. Alopecurus turczaninovii Nikiforova, 1988, Бот. журн. 73, 11 : 1601; ead., Фл. Сиб. 2 : 129. (Описан из Бурятии). *Bromopsis altaica* Peschkova, 1986, Новости сист. высш. раст. 23 : 26; ead., 1990, Фл. Сиб. 2 : 60. (Описан с Алтая). *Elymus ircutensis* Peschkova, 1990, Фл. Сиб. 2 : 23. (Описан из Западной Бурятии). *Hierochloë ochotensis* Probat., 1984, Бот. журн. 69, 2 : 257; Пешкова, 1990, Фл. Сиб. 2 : 118. (Описан из Магаданской обл.). *Leymus chakassicus* Peschkova, 1990, Фл. Сиб. 2 : 45. (Описан из Хакасии). *L. ordensis* Peschkova, 1985, Бот. журн. 70, 11 : 1554; ead., 1990, Фл. Сиб. 2 : 49. (Описан с юга Иркутской обл.). *Puccinellia kreczetoviczii* Bubnova, 1988, Бот. журн. 73, 9 : 1334; ead., 1990, Фл. Сиб. 2 : 203. (Описан из Хакасии).

Cyperaceae. Eriophorum tolmatchevii Novosselova, 1994, Бот. журн. 79, 4 : 114. — *E. scheuchzeri* auct. non Hoppe: Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 15, p. p. (Описан из Якутии).

Juncaceae. Juncus orchonicus V. Novik., 1985, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. 90, 5 : 110; Ковтонюк, 1987, Фл. Сиб. 4 : 145. (Описан из Монголии).

Alliaceae. Allium burjaticum Friesen, 1987, Фл. Сиб. 4 : 68 (Описан из Бурятии). *A. malyschevii* Friesen, 1987, Фл. Сиб. 4 : 89. (Описан из Бурятии).

Urticaceae. Urtica sondenii (Simm.) Avror. ex Geltm., 1988, Новости сист. высш. раст. 25 : 76; Гельтман, 1992, Фл. Сиб. 5 : 79. (Описан из Швеции).

Caryophyllaceae. Stellaria glandulifera N. Zolot., 1984, Новости сист. высш. раст. 21 : 229. — *S. bungeana* Fenzl subsp. *glandulifera* (N. Zolot.) N. Vlassova, 1993, Фл. Сиб. 6 : 19. (Описан из Горного Алтая).

Ranunculaceae. Ranunculus pseudomonophyllus Timochina, 1993, Фл. Сиб. 6 : 190. (Описан с Восточного Саяна). *R. taigaensis* Timochina, 1993, Фл. Сиб. 6 : 197, 208. (Описан из Красноярского края).

Papaveraceae. Papaver chakassicum Peschkova, 1994, Фл. Сиб. 7 : 18. (Описан из Хакасии).

Fumariaceae. Corydalis sajanensis Peschkova, 1990, Бот. журн. 75, 1 : 85; ead., 1994, Фл. Сиб. 7 : 39. (Описан с Восточного Саяна).

Fabaceae. Glycyrrhiza soongorica Grankina, 2001, Новости сист. высш. раст. 33 : 148. (Описан из Монголии).

Geraniaceae. Geranium krylovii Tzvel., 1993, Новости сист. высш. раст. 29 : 95; Пешкова, 1996, Фл. Сиб. 10 : 13. (Описан с Урала).

Euphorbiaceae. Euphorbia jenisseiensis Baikov, 1996, Фл. Сиб. 10 : 47. (Описан из Красноярского края).

Gentianaceae. Comastoma malyschevii (V. Zuev) V. Zuev, 1990, Бот. журн. 75, 9 : 1304; id., 1997, Фл. Сиб. 11 : 83. — *Gentianella malyschevii* V. Zuev, 1985, Бот. журн. 10, 10 : 1400. (Описан с юга Иркутской обл.).

Boraginaceae. Lappula fruticulosa Ovczinnikova, 2001, Бот. журн. 86, 5 : 133. — *L. dzharkentica* auct. non M. Pop. ex Golosk.: Овчинникова, 1997, Фл. Сиб. 11 : 135. (Описан с Алтая). *Myosotis austrosibirica* O. Nikif., 1997, Фл. Сиб. 11 : 123. (Описан с Восточного Саяна). *M. sajanensis* O. Nikif., 1997, Фл. Сиб. 11 : 129; Шауло и др., 2001, Turczaninowia, 4, 4 : 68. (Описан из южной Бурятии).

Lamiaceae. Dracocephalum junatovii A. Budantzev, 1987, Бот. журн. 72, 1 : 92; Пешкова, 1997, Фл. Сиб. 11 : 178. (Описан из Монголии).

Asteraceae. Pilosella katunensis Tupitzina, 1996, Бот. журн. 81, 3 : 124; ead., 1997, Фл. Сиб. 13 : 341. (Описан из Горного Алтая). *Taraxacum pratense* A. Krasnikov, 1997, Фл. Сиб. 13 : 291. (Описан с Алтая).

Виды, обнаруженные на территории Тувы после публикации «Определителя растений Тувинской АССР» (1984)

Woodsiaceae. Woodsia acuminata (Fomin) Sipl.: Шауло и др., 2001, Turczaninowia, 4, 4 : 68. *W. asiatica* Schmakov et Kiselev: Шауло и др., 2001, Turczaninowia, 4, 4 : 68.

Sparganiaceae. Sparganium gramineum Georgi: Тимохина, 1988, Фл. Сиб. 1 : 91. *S. hyperboreum* Laest. ex Beurl.: Шауло, 1990, Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. 3 : 62.

Potamogetonaceae. Potamogeton trichoides Cham. et Schlecht.: Шауло и др., 2002, Turczaninowia, 5, 2 : 30. *P. vaginatus* Turcz.: Кашина, 1988, Фл. Сиб. 1 : 105. *P. varians* Morong ex Fryer: Папченков, 1997, Бот. журн. 82, 12 : 74.

Zannichelliaceae. Zannichellia palustris L.: Кашина, 1988, Фл. Сиб. 1 : 107; Шауло и др., 2001, Turczaninowia, 4, 4 : 69.

Poaceae. Calamagrostis deschampsioides Trin.: Иванова, 1990, Фл. Сиб. 2 : 97. *C. sajanensis* Malysch.: Шауло и др., 2001, Turczaninowia, 4, 4 : 68. *Crypsis aculea-*

ta (L.) Aiton.: Пяк, 2002, Turczaninowia, 5, 1 : 43. *Elymus jacutensis* (Drob.) Tzvel.: Шауло и др., 2001, Turczaninowia, 4, 4 : 68. *Festuca viviparoidea* Krajina et Pavlic — *F. vivipara* auct. non. Smith: Шауло, 1990, Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. 3 : 62. *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin: Власова, 1990, Фл. Сиб. 2 : 83. *Leymostachys korovinii* Tzvel.: Пешкова, 1990, Фл. Сиб. 2 : 52. *Leymus jenisseiensis* (Turcz.) Tzvel.: Пешкова, 1990, Фл. Сиб. 2 : 47. *L. littoralis* (Griseb.) Peschkova: Шауло и др., 2002, Turczaninowia, 5, 2 : 30. *Poa arctica* R. Br.: Олонова, 1990, Фл. Сиб. 2 : 170. *P. litvinoviana* Ovcz.: Олонова, 1990, Фл. Сиб. 2 : 184. *P. mariae* Reverd.: Олонова, 1990, Фл. Сиб. 2 : 172. *P. skvortzovii* Probat.: Шауло и др., 2001, Turczaninowia, 4, 4 : 69. *P. sobolevskiana* Gudoschn.: Олонова, 1990, Фл. Сиб. 2 : 174. *P. turfosa* Litv.: Шауло и др., 2001, Turczaninowia, 4, 4 : 69. *P. urjanchaica* Roshev.: Олонова, 1998, Turczaninowia, 1, 4 : 9; Шауло и др., 2001, Turczaninowia, 4, 4 : 69. *Psathyrostachys hyalantha* (Rupr.) Tzvel.: Пешкова, 1990, Фл. Сиб. 2 : 54. *Puccinellia hackeliana* V. Krecz.: Бубнова, 1990, Фл. Сиб. 2 : 200. *Stipa praecapillata* Alech.: Ломоносова, 1990, Фл. Сиб. 2 : 229. *Trisetum agrostideum* (Laest.) Fries: Пешкова, 1990, Фл. Сиб. 2 : 73.

Cyperaceae. Carex appendiculata (Trautv. et C. A. Mey.) Kük.: Малышев, 1990, Фл. Сиб. 3 : 160. *C. hancockiana* Maxim.: Малышев, 1990, Фл. Сиб. 3 : 104. *C. lapponica* O. Lang: Малышев, 1990, Фл. Сиб. 3 : 76. *C. loliacea* L.: Малышев, 1990, Фл. Сиб. 3 : 77. *C. marina* Dew.: Малышев, 1990, Фл. Сиб. 3 : 77. *C. pallescens* L.: Малышев, 1990, Фл. Сиб. 3 : 146. *C. pamirica* (O. Fedtsch.) O. et B. Fedtsch.: Егорова, 1999, Осоки России и сопред. госуд.: 182. — *C. pamirensis* Clarke ex B. Fedtsch. s. str.: Малышев, 1990, Фл. Сиб. 3 : 94. *C. pseudocyperus* L.: Шауло и др., 2002, Turczaninowia, 5, 2 : 30. *C. pseudofoetida* Kük.: Малышев, 1990, Фл. Сиб. 3 : 83. *C. rugulosa* Kük.: Малышев, 1990, Фл. Сиб. 3 : 149. *C. selengensis* Ivanova: Егорова, 1999, Осоки России и сопред. госуд.: 355. — *C. delicata* Clarke subsp. *selengensis* (Ivanova) Egor.: Малышев, 1990, Фл. Сиб. 3 : 116. *Eleocharis klingei* (Meinsh.) B. Fedtsch.: Бубнова, 1990, Фл. Сиб. 3 : 28. *Eriophorum medium* Anderss.: Шауло и др., 2001, Turczaninowia, 4, 4 : 69. *Kobresia capilliformis* Ivanova: Доронькин, 1990, Фл. Сиб. 3 : 32.

Juncaceae. Juncus gracillimus (Buchenau) V. Krecz. et Gontsch.: Ковтонюк, 1987, Фл. Сиб. 4 : 30. *J. grubovii* V. Novik.: Ковтонюк, 1987, Фл. Сиб. 4 : 30. *J. sphaerocarpus* Nees: Ковтонюк, 1987, Фл. Сиб. 4 : 35.

Liliaceae. Gagea fedtschenkoana Pasch.: Золотухин, 1987, Фл. Сиб. 4 : 51.

Orchidaceae. Dactylorhiza incarnata (L.) Soó: Иванова, 1987, Фл. Сиб. 4 : 130. *D. umbrosa* (Kar. et Kir.) Nevski: Иванова, 1987, Фл. Сиб. 4 : 132.

Salicaceae. Salix lapponum L.: Шауло и др., 2001, Turczaninowia, 4, 4 : 69.

Urticaceae. Urtica galeopsifolia Wierzb. ex Opiz: Гельтман, 1992, Фл. Сиб. 5 : 79.

Polygonaceae. Atraphaxis laetevirens (Ledeb.) Jaub. et Spach: Кашина, 1992, Фл. Сиб. 5 : 109. *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn.: Кашина, 1992, Фл. Сиб. 5 : 125. *Polygonum propinquum* Ledeb.: Тупицына, 1992, Фл. Сиб. 5 : 132. *P. rigidum* Skvorts.: Тупицына, 1992, Фл. Сиб. 5 : 132.

Chenopodiaceae. Atriplex centralasiatica Iljin: Ломоносова, Сухоруков, 2000, Turczaninowia, 3, 4 : 64. *A. crassifolia* C. A. Mey.: Ломоносова, 1992, Фл. Сиб. 5 : 151. *A. laevis* C. A. Mey.: Ломоносова, Сухоруков, 2000, Turczaninowia, 3, 4 : 64. *Chenopodium botryodes* Smith: Ломоносова, 1992, Фл. Сиб. 5 : 143. *Corispermum barduno-*

vii M. Pop. ex Lomonosova, 1992, Фл. Сиб. 5 : 168. *C. chinganicum* Iljin: Ломоносова, 1992, Фл. Сиб. 5 : 168. *C. orientale* Lam.: Ломоносова, 1992, Фл. Сиб. 5 : 170. *Halogeton glomeratus* C. A. Mey.: Ломоносова, 1992, Фл. Сиб. 5 : 182. *Kochia angustifolia* (Turcz.) Peschkova: Ломоносова, 1992, Фл. Сиб. 5 : 164. *Petrosimonia triandra* (Pall.) Simonk.: Ломоносова, 1992, Фл. Сиб. 5 : 182. *Suaeda kossinskyi* Iljin: Ломоносова, 1992, Фл. Сиб. 5 : 175.

Caryophyllaceae. Eremogone saxatilis (L.) Ikonn.: Власова, 1993, Фл. Сиб. 6 : 51. Gypsophila cephalotes (Schrenk) Kom.: Ковтонюк, 1993, Фл. Сиб. 6 : 84.

Ranunculaceae. Batrachium kauffmannii (Clerc) V. Krecz.: Тимохина, 1993, Фл. Сиб. 6 : 163. *Clematis orientalis* L.: Тимохина, 1993, Фл. Сиб. 6 : 159. *Delphinium korshinskyanum* Nevski: Фризен, 1993, Фл. Сиб. 6 : 124. *Ranunculus akkemensis* Polozh. et Revyakina: Тимохина, 1993, Фл. Сиб. 6 : 171. *R. grandis* Honda: Тимохина, 1993, Фл. Сиб. 6 : 180. *R. krylovii* Ovcz.: Шауло, 1990, Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. 3 : 60. *R. rigescens* Turcz. ex Trautv .: Тимохина, 1993, Фл. Сиб. 6 : 193. *R. smirnovii* Ovcz.: Тимохина, 1993, Фл. Сиб. 6 : 195. *R. sulphureus* C. J. Phipps: Тимохина, 1993, Фл. Сиб. 6 : 196.

Papaveraceae. Papaver tenellum Tolm.: Пешкова, 1994, Фл. Сиб. 7 : 29.

Brassicaceae. Alyssum microphyllum (C. A. Mey.) Steud.: Рыбинская, 1994, Фл. Сиб. 7 : 105. *Arabidopsis rupicola* (Kryl.) A. L. Ebel: Эбель, 2002, Turczaninowia, 5, 2 : 61. *Draba cinerea* Adams: Эбель, 2002, Turczaninowia, 5, 2 : 62. *D. dasycarpa* C. A. Mey.: Никифорова, 1994, Фл. Сиб. 7 : 116. *Erysimum sisymbrioides* C. A. Mey.: Пяк, 2002, Turczaninowia, 5, 1 : 43. *Hedinia altaica* Pobed.: Овчинникова, 1994, Фл. Сиб. 7 : 65. *Isatis laevigata* Trautv.: Шауло и др., 2002, Turczaninowia, 5, 2 : 30. *Lepidium obtusum* Basin.: Никифорова, 1993, Фл. Сиб. 7 : 142. *Sinapis alba* L.: Никифорова, 1993, Фл. Сиб. 7 : 136. *Subularia aquatica* L.: Пяк, 2002, Turczaninowia, 5, 1 : 43.

Crassulaceae. Sedum sukaczevii Maximova: Пешкова, 1994, Фл. Сиб. 7 : 165.

Grossulariaceae. Ribes glabellum (Trautv. et C. A. Mey.) Hedl.: Малышев, 1994, Фл. Сиб. 7 : 213.

Rosaceae. Cotoneaster megalocarpus M. Pop.: Курбатский, 1988, Фл. Сиб. 8 : 22. *Rosa spinosissima* L.: Положий, 1988, Фл. Сиб. 8 : 128.

Fabaceae. Astragalus brachybotrys Bunge: Выдрина, 1994, Фл. Сиб. 9 : 56. *A. hypogaeus* Ledeb.: Выдрина, 1994, Фл. Сиб. 9 : 63. *A. petropylensis* Bunge: Выдрина, 1994, Фл. Сиб. 9 : 73. *A. rytidocarpus* Ledeb.: Выдрина, 1994, Фл. Сиб. 9 : 45. *A. tschuensis* Bunge: Выдрина, 1994, Фл. Сиб. 9 : 42. *Lotus krylovii* Schischk. et Serg.: Шауло и др., 2002, Turczaninowia, 5, 2 : 30. *Medicago trautvetteri* Sumn.: Курбатский, 1994, Фл. Сиб. 9 : 198. *Oxytropis leptophylla* (Pall.) DC.: Шауло и др., 2001, Turczaninowia, 4, 4 : 69. *O. polyphylla* Ledeb.: Положий, 1994, Фл. Сиб. 9 : 147. *O. stenophylla* Bunge: Положий, 1994, Фл. Сиб. 9 : 126. *Vicia sativa* L.: Никифорова, 1994, Фл. Сиб. 9 : 181. *V. tetrasperma* (L.) Schreb.: Никифорова, 1994, Фл. Сиб. 9 : 183.

Linaceae. Linum pallescens Bunge: Пешкова, 1996, Фл. Сиб. 10 : 26. *L. violascens* Bunge: Пешкова, 1996, Фл. Сиб. 10 : 29.

Limoniaceae. Limonium chrysocomum (Kar. et Kir.) O. Kuntze: Ковтонюк, 1997, Фл. Сиб. 11 : 52. *L. flexuosum* (L.) O. Kuntze: Ковтонюк, 1997, Фл. Сиб. 11 : 53.

Gentianaceae. *Gentianella acuta* (Michx.) Hiit.: Зуев, 1997, Фл. Сиб. 11 : 74. *G. atrata* (Bunge) Holub: Зуев, 1997, Фл. Сиб. 11 : 76. *Swertia banzragczii* Sanczir: Грубов, 2002, Раст. Центр. Азии, 13 : 94.

Boraginaceae. *Lappula balchaschensis* M. Pop. ex Golosk.: Овчинникова, 1997, Фл. Сиб. 11 : 133; Шауло и др., 2001, Turczaninowia, 4, 4 : 71. *Rochelia retorta* (Pall.) Lipsky: Овчинникова, 1997, Фл. Сиб. 11 : 155.

Lamiaceae. *Dracocephalum moldavica* L.: Пешкова, 1997, Фл. Сиб. 11 : 179. *D. paulsenii* Briq.: Буданцев, 1990, Новости сист. высш. раст. 27 : 129; Пешкова, 1997, Фл. Сиб. 11 : 182. *D. thymiflorum* L.: Пешкова, 1997, Фл. Сиб. 11 : 185. *Lagopsis eriostachya* (Benth.) Ik.-Gal. ex Knorr.: Фризен, 1997, Фл. Сиб. 11 : 166. *Thymus petraeus* Serg.: Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11 : 217.

Scrophulariaceae. *Linaria buriatica* Turcz. ex Ledeb.: Положий, 1996, Фл. Сиб. 12 : 17. *L. melampyroides* Kuprian.: Положий, 1996, Фл. Сиб. 12 : 19. *Pedicularis venusta* Schang. ex Bunge: Шауло и др., 2002, Turczaninowia, 5, 2 : 30. *Scrophularia umbrosa* Dumort.: Шауло и др., 2002, Turczaninowia, 5, 2 : 30. *Veronica sessiliflora* Bunge: Положий, 1996, Фл. Сиб. 12 : 37.

Orobanchaceae. *Orobanche caesia* Reichenb.: Курбатский, 1996, Фл. Сиб. 12 : 96.

Rubiaceae. *Galium brandegei* A. Gray: Наумова, 1996, Фл. Сиб. 12 : 114.

Cucurbitaceae. *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray: Доронькин, 1996, Фл. Сиб. 12 : 147.

Asteraceae. *Arctium tomentosum* Mill.: Жирова, 1997, Фл. Сиб. 13 : 179. *Artemisia compacta* Fisch. ex DC.: Красноборов, 1997, Фл. Сиб. 13 : 138. *A. messerschmidtiana* Bess.: Шауло и др., 2002, Turczaninowia, 5, 2 : 30. *A. xerophytica* Krasch.: Красноборов, 1997, Фл. Сиб. 13 : 121. *Carlina biebersteinii* Bernh. ex Hornem.: Жирова, 1997, Фл. Сиб. 13 : 178. *Chamomilla recutita* (L.) Rauschert: Болдырева, 1997, Фл. Сиб. 13 : 85. *Cirsium vulgare* (Savi) Ten.: Жирова, 1997, Фл. Сиб. 13 : 215. *Doronicum turkestanicum* Cavill.: Антипова, 1997, Фл. Сиб. 13 : 150. *Echinops gmelinii* Turcz.: Ломоносова, Шауло, 2002, Бот журн. 87, 12 : 130. *Galatella hauptii* (Ledeb.) Lindl.: Королюк, 1997, Фл. Сиб. 13 : 33. *Hieracium ganeschinii* Zahn: Тупицына, 1997, Фл. Сиб. 13 : 327. *H. kusnetzkiense* Schischk. et Serg.: Тупицына, 1997, Фл. Сиб. 13 : 319. *H. tunguskanum* Ganesch. et Zahn: Тупицына, 1997, Фл. Сиб. 13 : 321. *H. veresczaginii* Schischk. et Serg.: Тупицына, 1997, Фл. Сиб. 13 : 322. *Pyrethrum alatavicum* (Herd.) O. et B. Fedtsch.: Болдырева, 1997, Фл. Сиб. 13 : 74. *Saussurea stubendorffii* Herd.: Серых, 1997, Фл. Сиб. 13 : 207. *Senecio subdentatus* Ledeb.: Вибе, 1997, Фл. Сиб. 13 : 168. *Solidago gebleri* Juz.: Шауло, 1997, Фл. Сиб. 13 : 18. *Taraxacum aksaicum* Schischk.: Красников, 1997, Фл. Сиб. 13 : 268. *T. asiaticum* Dahlst.: Красников, 1997, Фл. Сиб. 13 : 269. *T. luridum* Hagl.: Красников, 1997, Фл. Сиб. 13 : 283. *T. pingue* Schischk.: Красников, 1997, Фл. Сиб. 13 : 288. *T. polozhiae* Kurbatsk.: Красников, 1997, Фл. Сиб. 13 : 288. *Tragopogon trachycarpus* S. Nikit.: Шауло и др., 2001, Turczaninowia, 4, 4 : 71.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49210).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бубнова С. В. Род *Eleocharis* (*Cyperaceae*) в Сибири // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1412—1415.

Бубнова С. В. О полиморфном виде *Puccinellia tenuiflora* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 9. С. 1330—1338.

Буданцев А. Л. Новые таксоны рода *Dracocephalum* (*Lamiaceae*) из Монголии и Китая // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 1. С. 92—93.

Буданцев А. Л. Конспект рода *Dracocephalum* L. (*Lamiaceae*), 2 // Новости систематики высших растений. Л., 1990. Т. 27. С. 125—135.

Васильева И. М. Новый вид из рода *Aquilegia* (*Ranunculaceae*) из Восточной Сибири // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 67—68.

Гельтман Д. В. Род *Urtica* L. (*Urticaceae*) в СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1988. Т. 25. С. 68—80.

Гранкина В. П. Новые виды рода *Glycyrrhiza* L. (*Fabaceae*) из Центральной Азии // Новости систематики высших растений. СПб., 2001. Т. 33. С. 145—150.

Грубов В. И. Растения Центральной Азии: По материалам Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Вып. 13: свинчатковые — горечавковые — ластовневые. СПб., 2002. 132 с.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., Сент-Луис, 1999. 772 с.

Золотухин Н. И. Новые таксоны флоры Алтая // Новости систематики высших растений. Л., 1984. Т. 21. С. 225—232.

Зуев В. В. Новый вид рода *Gentianella* (*Gentianaceae*) из Сибири // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 10. С. 1400—1403.

Зуев В. В. Новый вид рода *Ciminalis* (*Gentianaceae*) из Сибири // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1406—1407.

Зуев В. В. К систематике семейства *Gentianaceae* в Сибири // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1296—1305.

Зуев В. В. Новый вид рода *Dasystephana* (*Gentianaceae*) с нагорья Сангилен (Тувинская АО) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 96—97.

Кашина Л. И. Заметки о рдестах и альтении в Сибири // Новое о флоре Сибири. Новосибирск, 1986. С. 242—247.

Красная книга Республики Тыва: растения. Новосибирск, 1999. 150 с.

Курбатский В. И. Новый вид копеечника (*Hedysarum* L.) из Тувы // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та. 1990. Вып. 88. С. 6—7.

Ломоносова М. Н., Сухоруков А. П. Флористические находки в Южной Сибири // Turczaninowia. 2000. Т. 3. Вып. 4. С. 64—66.

Ломоносова М. Н., Шауло Д. Н. *Echinops gmelinii* (*Asteraceae*) — новый вид для флоры России // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 130—131.

Манеев А. Г., Красноборов И. М. Новый вид рода *Saussurea* (*Asteraceae*) из Тувинской АССР // Изв. Сиб. отд. Акад. наук СССР. Сер. биол. 1985. № 18. Вып. 3. С. 8—9.

Никитин В. В. Новые таксоны рода *Viola* L. (*Violaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2002. Т. 34. С. 125—129.

Никифорова О. Д. К систематике *Alopecurus glaucus* s. l. (*Poaceae*) в Сибири // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1600—1603.

Новиков В. С. Новый вид ситника из азиатской части СССР и Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 5. С. 109—111.

Новоселова М. С. Критические заметки о видах рода *Eriophorum* (*Cyperaceae*) родства *Eriophorum scheuchzeri* // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 4. С. 111—119.

Овчинникова С. В. Новые и критические виды рода *Eritrichium* Schrad. ex Gaudin (*Boraginaceae*) из Северной Азии // Turczaninowia. 1999. Т. 2. Вып. 4. С. 11—24.

Овчинникова С. В. Система рода *Craniospermum* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 77—87.

Овчинникова С. В. Новый вид рода *Lappula* (*Boraginaceae*) из Сибири // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 133—135.

Олонова М. В. Система и конспект мятликов (*Poa* L.) Сибири // Turczaninowia. 1998. Т. 1. Вып. 4. С. 5—19.

Определитель растений Тувинской АССР. Новосибирск, 1984. 335 с.

Папченков В. Г. Заметки о *Potamogeton gramineus* s. l. (*Potamogetonaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 65—76.

Пешкова Г. А. *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. s. str. (*Poaceae*) и близкие к нему сибирские виды // Новости систематики высших растений. Л., 1985. Т. 22. С. 36—38.

Пешкова Г. А. Новые виды рода *Leymus* (*Poaceae*) из Сибири // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 11. С. 1554—1557.

Пешкова Г. А. О некоторых сибирских видах рода *Elymus* L. (*Poaceae*) // Новости систематики высших растений. Л., 1985. Т. 22. С. 39—43.

Пешкова Г. А. Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub (*Poaceae*) и близкие к нему сибирские виды // Новости систематики высших растений. Л., 1986. Т. 23. С. 24—32.

Пешкова Г. А. О *Corydalis pauciflora* sensu lato (*Fumariaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 84—89.

Положий А. В. Остролодочники (*Oxytropis* DC., *Fabaceae*) секции *Lycotriche* Bunge во флоре Сибири // Новости систематики высших растений. Л., 1990. Т. 27. С. 94—99.

Пробатова Н. С. Новые таксоны сем. *Poaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 2. С. 251—259.

Пяк А. И. Флористические находки в Республике Тыва // Turczaninowia. 2002. Т. 5. Вып. 1. С. 43—44.

Ревушкин А. С. Новые таксоны флоры Горного Алтая // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та. 1990. Вып. 88. С. 1—6.

Соболевская К. А. Конспект флоры Тувы. Новосибирск, 1953. 244 с.

Сытин А. К., Шауло Д. Н. Новый вид астрагала (*Astragalus* L., *Fabaceae*) из Республики Тыва // Новости систематики высших растений. СПб., 2003. Т. 35. С. 128—132.

Тупицына Н. Н. Новые виды рода *Hieracium* (*Asteraceae*) из Тувы // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 116—121.

Тупицына Н. Н. Новые виды рода *Pilosella* (*Asteraceae*) из Сибири // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 3. С. 124—130.

Флора Сибири. Новосибирск, 1987—1997. Т. 1—13.

Фризен Н. В. К систематике *Allium stellerianum* Willd. (*Alliaceae*) из Сибири // Новости систематики высших растений. Л., 1985. Т. 22. С. 72—75.

Фризен Н. В. Новый вид *Allium vodopjanovae* (*Alliaceae*) из Южной Сибири и Монголии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 9. С. 1247—1249.

Фризен Н. В. Allium ubsicolum Regel (*Alliaceae*) — новый вид для флоры СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1988. Т. 25. С. 47—48.

Цвелёв Н. Н. Заметки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1984. Т. 21. С. 232—243.

Цвелёв Н. Н. Заметки о гераниевых (*Geraniaceae*) флоры Восточной Европы // Новости систематики высших растений. СПб., 1993. Т. 29. С. 99—107.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Шауло Д. Н. Новые и редкие виды для флоры Тувы // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. 1990. Вып. 3. С. 59—62.

Шауло Д. Н. Сосудистые растения государственного природного заповедника «Азас» (Тыва). Барнаул, 1998. 99 с.

Шауло Д. Н., Артемов И. А., Додук А. Д., Молокова Н. И. Флористические находки в Республике Тыва // Turczaninowia. 2002. Т. 5. Вып. 2. С. 30—35.

Шауло Д. Н., Дурникин Д. А. Флористические находки в Южной Сибири // Turczaninowia. 2001. Т. 4. Вып. 4. С. 73—75.

Шауло Д. Н., Молокова Н. И., Додук А. Д. Флористические находки в Республике Тыва // Turczaninowia. 2001. Т. 4. Вып. 4. С. 68—71.

Шауло Д. Н., Ханминчун В. М., Жирова О. С. Флористические находки в Туве // Сибирский биологический журнал. 1993. № 5. С. 87—90.

Шишкин Б. К. Очерки Урянхайского края. Томск, 1914. 327 с.

Эбель А. Л. Новые сведения о распространении крестоцветных (*Brassicaceae*) в Южной Сибири и в Восточном Казахстане // Turczaninowia. 2002. Т. 5. Вып. 2. С. 60—68.

Kadota Y. Aconitum krasnoboroffii (*Ranunculaceae*) — a new species from the West Sayan Mountain Range, Siberia // J. Jap. Bot. 1994. Vol. 69. N 4. P. 214—221.

SUMMARY

Since publication of the last monograph on the flora of the vascular plants of Tuva (1984), more than 50 new species, described from Tuva or adjacent areas of Siberia and the Central Asia, were found in this territory. About 150 species, formerly not recorded in Tuva, but known from other territories, were found here as well. The lists of species new for Tuva (newly described and formerly known in other territories) are presented.

УДК 582.734 : 581.9 (571)

© **И. В. Шибнева**

LIPARIS KUMOKIRI (*ORCHIDACEAE*) НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ

I. V. SHIBNEVA. *LIPARIS KUMOKIRI* (*ORCHIDACEAE*) IN THE RUSSIAN FAR EAST

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
692710 Приморский край, Хасанский р-н, ст. Приморская, заповедник Кедровая Падь
Факс (4232) 32-12-43
E-mail: fibi@mail.primorye.ru

Приведены данные о распространении в материковой части Дальнего Востока России редкого вида *Liparis kumokiri* (*Orchidaceae*). Даны отличительные признаки вида и морфологическое описание его генеративных органов.

Ключевые слова: флористические находки, *Liparis kumokiri*, *Orchidaceae*, Дальний Восток России, морфологические признаки.

До 1990-х годов на материковой части российского Дальнего Востока отмечались 2 вида липариса *Liparis japonica* (Miq.) Maxim. и *L. makinoana* Schlecht. (Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1982). В 1985—1988 гг. в заповеднике Кедровая Падь (Хасанский р-н, Приморский край) был обнаружен новый вид липариса для флоры советского Дальнего Востока — *L. krameri* Franch. et Savat. (Ракова, 1990). В 1996 г. в этом же заповеднике нами найден еще один новый вид липариса для материковой части российского Дальнего Востока — *L. kumokiri* F. Maek. (Шибнева, Коркишко, 2001), который прежде указывался только для Южно-Курильского флористического района (Воробьев и др., 1974; Вышин, 1996). Кроме заповедника Кедровая Падь, этот вид обнаружен Р. И. Коркишко (Шибнева, Коркишко, 2001) еще в нескольких местах Хасанского р-на: на горах Скалистой и Голубиный Утес. А. Н. Беркутенко (Беркутенко, Юкава, 2001) нашла *L. kumokiri* в Хабаровском крае в окрестностях пос. Вятское-на-Амуре. Этот вид липариса найден нами на севере Приморского края в бассейне р. Бикин, на горе Крутояр в окрестностях с. Верхний Перевал, 17 VI 1982; повторные сборы были сделаны там же на восточном склоне в широколиственном лесу, 27 VII 2000; на небольшой сопке у с. Нижний Перевал на юго-восточном склоне в дубняке на мшистых камнях, 3 VI 1999; в окрестностях пос. Светлогорье на восточном склоне сопки в кедрово-широколиственном лесу, 3 VIII 2000. Гербарные образцы переданы в Гербарий Биолого-почвенного института (VLA), часть образцов послана в Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН.

Судя по этим находкам, *L. kumokiri* широко распространен в Уссурийском флористическом районе, но смешивался ботаниками с *L. japonica*, о чем свидетельствует наличие в Гербарии VLA образцов *L. kumokiri*, ошибочно определенных как *L. japonica*. Перечислим некоторые из этих образцов, собранных в Приморском крае: Тернейский р-н, у р. Куден, 3 VIII 1968, Н. С. Шеметова; Кировский р-н, на курорте Шмаковка в природном лесопарке в дубраве, 26 VIII 1975, Д. П. Воробьев; Хасанский р-н, в 8 км севернее с. Цуканово в широколиственном лесу, 6 VIII 1983, Р. И. Коркишко; окрестности с. Хороль Хорольского р-на в посадках сосны обыкновенной, 22 IX 1985, В. Ю. Баркалов.

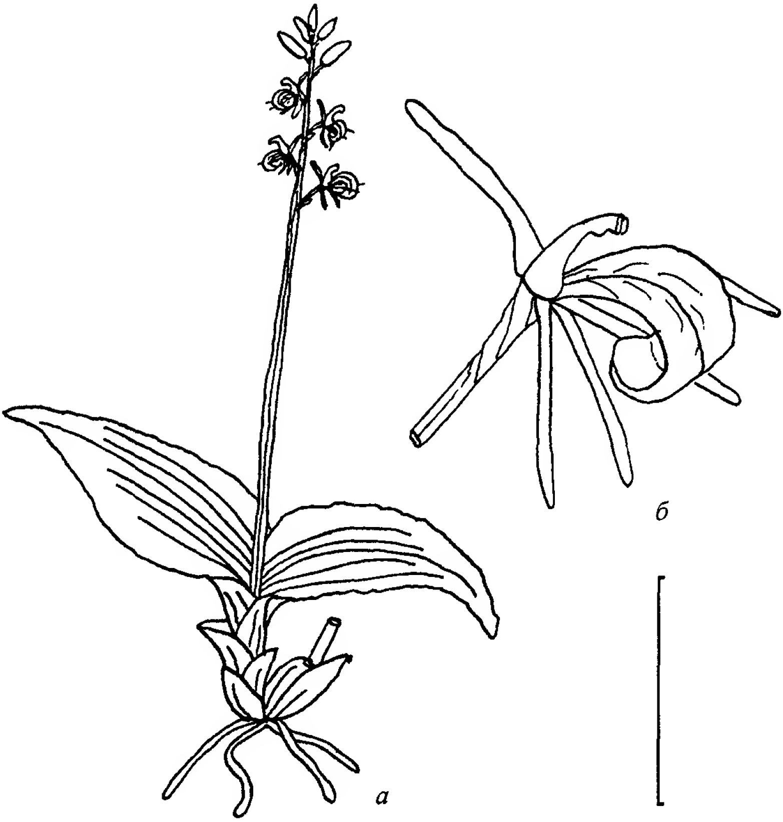
Основываясь на литературных данных и личных наблюдениях, мы выявили некоторые морфологические признаки генеративных органов *L. kumokiri*, которые приведены в таблице.

Описание *L. kumokiri* в приведенных литературных источниках полностью совпадает с нашими наблюдениями, особенно морфологические особенности цветка.

Морфологические признаки генеративных органов *Liparis kumokiri* и *L. japonica*

Виды	*Liparis kumokiri*			*Liparis japonica*
	Литературные источники			
Морфологические признаки	Y. Sataka et al. (1982)	И. Б. Вышин (1996)	И. В. Шибнева, Р. И. Коркишко (2001)	С. В. Невский (1935)
длина соцветия, см	—	До 7	5—8 (11)*	3.5—9 (15)
длина цветоножек, см	—	3	3—5 (9)	
число цветков на особи	5—15	5—15	3—12 (25)	3—11 (15)
Окраска цветков	Светло-зеленая или темно-коричневая	От зеленоватой до багряной	Светло-зеленая	Желтовато-зеленоватая
Лепестки наружного круга				
длина, мм	6—7	6.5	6—7	6.5—7
ширина, мм	—	—	2.0	2.5
форма	Нитевидные узкие с тупым кончиком	Узкопродолговатые тупые	Ланцетные тупые	Яйцевидно-ланцетные тупые
Боковые лепестки внутреннего круга				
длина, мм	6—7	6.5	7—8	7
ширина, мм	—	—	0.75	0.75
форма	Нитевидные с тупым кончиком	Узколинейные	Узкие игольчатые	Линейные тупые
Губа				
длина, мм	5—6	—	5—6 (7)	6.5—7
ширина, мм	—	—	4.5 (6)	5—6
форма	Клиновидно-обратнояйцевидная	Клиновидно-обратнояйцевидная	Обратнояйцевидная	Клиновидно-обратнояйцевидная
Положение в пространстве	Изогнута в обратную сторону	Резко завернута около середины	По середине круто изгибается в обратную сторону	—
Колонка				
длина, мм	3	3	3	3.5
вершина	Узкокрылатая	Узкокрылатая	Узкокрылатая	—
положение в пространстве	Изогнута под углом	—	Изогнута под углом	Согнутая

Примечание. * — в скобках указаны максимальные размеры у крупных особей.



Liparis kumokiri.
а — общий вид растения (натуральная величина), *б* — цветок. Масштабная линейка: *б* — 5 мм.

Лепестки околоцветника наружного и внутреннего круга, колонка, а также губа одинаковы по форме, размерам и положению в пространстве (см. рисунок).

Кроме того, нами отмечены наиболее характерные признаки, по которым *L. kumokiri* отличается от 3 других видов *Liparis*, встречающихся в Уссурийском флористическом районе. Для *L. kumokiri* характерны: короткие цветоножки 3—5 мм дл., соцветие до 7—8 см дл. с близкорасположенными цветками, которое в процессе цветения почти не удлиняется, изогнутость губы в средней части в обратную сторону. Иногда встречаются крупные особи с соцветием 9—11 см дл. и цветоножками 7—9 мм дл., но они отличаются компактным соцветием, в котором цветки располагаются на расстоянии 5—8 мм друг от друга, тогда как у других видов соцветие более рыхлое. Кроме перечисленных признаков, следует отметить характерное хорошее для *L. kumokiri* завязывание плодов (до 80 %), которые благодаря коротким плодоножкам и компактному соцветию располагаются близко друг к другу и более или менее прижаты к стеблю.

Описание, данное С. А. Невским (1935) для *L. japonica*, по всей вероятности относятся к *L. kumokiri* (см. таблицу) (к сожалению, в нем не указаны длина цветоножек и положение губы в пространстве — важные диагностические признаки *L. kumokiri*).

Следует отметить, что морфологические признаки, указанные для *L. japonica*, при описании его биологии в монографиях М. В. Раковой (1992) и И. В. Татаренко (1996) явно относятся к *L. kumokiri*. Так, Ракова (1992 : 87) отличает: «Цветки имеют прицветнички и короткие цветоножки (до 2—3 мм в длину)... Гипохиль (основание губы) заужен и углублен, мезохиль (средняя часть) расширен и свернут полукольцом с перегибом в центре...». Короткие цветоножки и губа, свернутая полукольцом, — диагностические признаки *L. kumokiri*. Признаком *L. kumokiri* является также небольшая длина соцветия — 6.5 + 0.5 см, приведенная Татаренко (1996) для *L. japonica*. Впервые обратил внимание на длину соцветия И. Б. Вышин (1996), который указал длину *L. kumokiri* до 7 см, в отличие от *L. japonica*, у которого соцветие в процессе цветения удлиняется до 20 см.

Для процитированных выше гербарных образцов также характерны компактное соцветие до 5—7 (8) см дл., длина цветоножек 3—5 мм и завязывание плодов, близко расположенных друг к другу, до 80 %.

Благодарности

Автор искренне признателен Р. И. Коркишко за помощь в работе, ценные советы и замечания, а также А. Н. Беркутенко за присланную мне опубликованную ею статью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беркутенко А. Н., Юкава Т. Liparis kumokiri F. Maek. (*Orchidaceae*) — новый вид для материковой части российского Дальнего Востока // Флора и климатические условия северной Пацифики. Магадан, 2001, С. 136—139.

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., 1966. 492 с.

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Гурзенков Н. Н. и др. Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л., 1974. 372 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Вышин И. Б. Сем. Ятрышниковые — *Orchidaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 301—339.

Невский С. А. Сем. Ятрышниковые — *Orchidaceae* Lindl. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 589—730.

Ракова М. В. Liparis krameri (*Orchidaceae*) — новый вид для флоры СССР из заповедника «Кедровая падь» (Приморский край) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1780—1782.

Ракова М. В. Липарис японский — *Liparis japonica* (Miq.) Maxim. // Биология редких видов растений заповедника «Кедровая падь». Владивосток, 1992. С. 85—95.

Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с.

Шибнева И. В., Коркишко Р. И. О новом местонахождении *Liparis kumokiri* F. Maek. в заповеднике Кедровая Падь // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Сер. Экология и систематика растений. Уссурийск, 2001. Вып. 5. С. 46—52.

Sataka Y., Ohwi J., Watari S., Tominari T. Wild flowers of Japan. I. Tokyo, 1982. 305 p.

SUMMARY

Liparis kumokiri F. Maek., a rare species for the Russian Far East mainland, is recorded. List of its localities, morphological description and features distinguishing this species from the related ones are given.

УДК [575.22 + 577.112] : 633.3 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 10

© О. В. Дорогина (Агафонова), М. А. Агафонова

ИДЕНТИФИКАЦИЯ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ *HEDYSARUM THEINUM, H. NEGLECTUM* И *H. AUSTROSIBIRICUM* (*FABACEAE*) С ПОМОЩЬЮ ЗАПАСНЫХ ГЛОБУЛИНОВ СЕМЯН

O. V. DOROGINA (AGAFONOVA), M. A. AGAFONOVA.
IDENTIFICATION OF CLOSELY RELATED SPECIES *HEDYSARUM THEINUM*, *H. NEGLECTUM* AND *H. AUSTROSIBIRICUM* (*FABACEAE*) BY SEED STORAGE GLOBULINS

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383-2) 30-19-86
E-mail: olga-dorogina@yandex.ru

Поступила 28.12.2001
Окончательный вариант получен 06.04.2004

Проведено сравнительное изучение электрофоретических спектров запасных глобулинов семян у близкородственных, трудно идентифицируемых по морфологическим признакам видов *Hedysarum theinum*, *H. neglectum* и *H. austrosibiricum*, произрастающих в различных эколого-географических зонах Горного Алтая, Хакасии и Казахстана. Выявлена большая изменчивость по запасным глобулинам семян, что подтверждается в основном невысокими значениями коэффициентов сходства ($K_{сх.}$) для выборок (границы изменчивости 29.3—68.7 %) и еще более низкими значениями $K_{сх.}$ (12.3—32.9 %) для сравниваемых видов. Установлено, что видовой характеристикой для изученного комплекса близкородственных видов является наличие зон (от 1 до 3), содержащих наиболее интенсивные компоненты глобулинов.

Ключевые слова: запасные глобулины, электрофоретические спектры, выборка, внутривидовой полиморфизм, *Hedysarum*, *Fabaceae*.

Широкая морфологическая изменчивость, особенно у видов с перекрестным опылением, спонтанная межвидовая и межродовая гибридизация значительно затрудняют таксономическую классификацию внутри рода. Кроме того, без выявления генетической природы и характера наследования ряда диагностических признаков порой трудно разобраться в системе видовых и даже родовых комплексов.

Появляется необходимость в применении более адекватных методов для решения спорных вопросов, касающихся идентификации близкородственных видов, образцов, отклоняющихся от типовых экземпляров, и гибридных форм, возникающих при интрогрессии генетического материала.

Основываясь на исследованиях, проведенных А. А. Созиновым (1985) и В. Г. Конаревым с сотрудниками (1993б) на ряде культурных растений и их диких сородичах, можно заключить, что наиболее эффективным для выявления множественного аллелизма по одному или нескольким генам, обусловливающим полиморфизм по ряду признаков, является применение белковых маркеров. Их использование в полной мере продемонстрировано на представителях трибы *Triticeae* Dumort. (*Poaceae*). Ранее нами было установлено, что запасные белки проламины и глютелины являются удобными маркерами для идентификации вида, рода, генотипа и целого генома у представителей рода *Elymus* (триба *Triticeae*) (Агафонов, Агафонова, 1990; Агафонова, 1997).

Преимущества использования запасных белков заключаются в их значительном внутривидовом полиморфизме и независимости от условий произрастания растений. Известно, что белки проявляют ту или иную степень специфичности и могут указывать на принадлежность данного организма к биотипу, сорту, виду, роду и т. д. (Созинов, 1985; Конарев и др., 1993а). Поэтому белок может быть использован не только как маркер гена, но и как фактор сортовой и видовой идентификации растений.

У бобовых для целей идентификации культурных растений и сортов использовали электрофоретические полипептидные спектры, состоящие из белков разной природы, в которых количественно преобладают запасные глобулины (Гаврилюк и др., 1973; Конарев и др., 1993а).

В целом, анализируя литературные данные, следует отметить, что, несмотря на большую гетерогенность белковых спектров любого из исследованных сортов бобовых растений, каждая культура резко отличалась по характеру распределения полипептидных зон. В большинстве случаев семена характеризовались специфичным полипептидным составом, позволяющим различать сорта. Однако остается малоизученным вопрос об использовании данных по запасным белкам для систематики природных видов бобовых.

Существует проблема определения видовой принадлежности растений, особенно в отношении близкородственных видов в сем. *Fabaceae*, и в частности в роде *Hedysarum* L. Наличие мутационной, модификационной и естественной комбинативной изменчивостей во многом затрудняют идентификацию особенно близкородственных видов, например, таких как *Hedysarum theinum* Krasnob., *H. neglectum* Ledeb., *H. austrosibiricum* B. Fedtsch.

H. theinum (копеечник чайный) является редким и ценным лекарственным растением (Уткин, 1931; Красноборов и др., 1985; Ревушкин, 1988). Большой популярностью у местного населения Горного Алтая пользуется тонизирующий напиток из корня этого растения, за что вид и получил свое название «чайный». *H. theinum* — альпийский вид с дизъюнктивным центрально-азиатско-южносибирским типом ареала.

В 1985 г. *H. theinum* был выделен по ряду морфологических и биохимических признаков из *H. neglectum* (Красноборов и др., 1985; Курбатский, 1994), а в 1995 г. этот вид был включен в Красную книгу Горного Алтая вследствие того, что его малочисленные местообитания подвергаются существенной антропогенной нагрузке (выпас скота, вырубка леса, заготовка сырья).

Основной диагностический признак, характерный для *H. theinum*, — бурый цвет корня. Причем этот признак проявляется только на определенных стадиях развития растения. Поэтому разделение на виды затруднено из-за отсутствия четких морфологических признаков (они зачастую перекрываются), а также по причине того, что в природных популяциях одновременно встречаются особи не только с бурыми и белыми корнями, но и с корнями разных оттенков розового цвета. Все это затрудняет идентификацию *H. theinum*, *H. neglectum* и *H. austrosibiricum*. Проблема систематики этих видов остается одной из дискуссионных в роде *Hedysarum*, и поэтому возникает необходимость в поисках дополнительных критериев для их идентификации.

Учитывая вышесказанное, в данной работе мы предприняли попытку изучить внутри- и межпопуляционную изменчивость и идентифицировать по электрофоретическим спектрам глобулинов семян представителей этих 3 видов.

Материал и методика

В работе анализировались гербарные образцы растений и коллекции семян, представляющие собой выборки из 14 природных популяций *H. theinum*, 13 — *H. neglectum* и 13 — *H. austrosibiricum*, произрастающих в различных эколого-географических зонах Горного Алтая, Хакасии и Казахстана, собранные сотрудниками лаборатории.

Hedysarum theinum: 2 — Горный Алтай, хр. Холзун, разнотравный альпийский луг; 3 — Зап. Алтай, хр. Переходный, кедрово-лиственничное редколесье; 5 — Зап. Алтай, хр. Ивановский, 40 км от г. Лениногорска, кедрово-лиственничное редколесье; 6 — Зап. Алтай, хр. Ивановский, близ р. Громотуха, субальпийский луг; 7 — Зап. Алтай, хр. Ивановский, юго-вост. склон, каменистая степь, 8 — Зап. Алтай, хр. Ивановский, северо-зап. склон, каменистый субальпийский луг; 9 — Зап. Алтай, хр. Ивановский, Кедровая падь, альпийский луг; 11 — Зап. Алтай, хр. Ивановский, юго-зап. склон, березово-пихтовое редколесье; 12 — Зап. Алтай, хр. Ивановский, юго-зап. склон, субальпийский луг; 14 — Зап. Алтай, хр. Ивановский, р. Громотуха, кедрово-лиственничное редколесье; 15 — Казахстан, хр. Ивановский, северо-вост. склон, кедрово-лиственничное редколесье; 16 — Казахстан, хр. Ивановский, сев. склон, окр. с. Поперечное; 17 — Горный Алтай, Усть-Коксинский р-н, подножие горы Красная, альпийский луг; 18 — Горный Алтай, Усть-Коксинский р-н, подножие горы Красная, р. Козлушка.

Hedysarum neglectum: 4 — Горно-Алтайская автономная область, окр. с. Межтуерок, альпийский луг; 5 — Горный Алтай, хр. Курайский, Таджило, юго-зап. склон; 8 — Горный Алтай, хр. Курайский, граница леса; 9 — Горный Алтай, хр. Курайский, субальпийский луг; 12 — Горный Алтай, окраина оз. Чибет-Куль, каменистый склон; 13 — Горный Алтай, хр. Курайский, субальпийский луг; 15 — Горный Алтай, хр. Сайлюгемский, поляна в лиственничном лесу; 17 — Горный Алтай, Урочище Арталык, дриасовая тундра; 19 — Горный Алтай, хр. Чихачева, нижняя граница лиственничного леса; 21 — Горный Алтай, хр. Чихачева, распадок в лиственничном лесу, болотистый луг; 23 — Горный Алтай, перевал Ябоганский, кедрово-лиственничное редколесье; 24 — Хакасия, Ширинский р-н, Кузнецкий Алатау, разнотравно-копеечниковый луг; 26 — Горный Алтай, перевал Кырлыкский, дорога на Усть-Кан.

Hedysarum austrosibiricum: 1X — Хакасия, Кузнецкий Алатау, оз. Ивановские, каменистый сырой склон; 2X — Хакасия, Орджоникидзевский р-н, окр. оз. Ивановских, ерниковая тундра, 3X — Хакасия, Орджоникидзевский р-н, окр. оз. Ивановских, плато у верхнего озера, ерниковая тундра на курумнике; 1 — Горный Алтай, хр. Чихачева, 2-й распадок, верховье ручья; 3 — Горный Алтай, хр. Курайский, субальпийский луг; 5 — Горный Алтай, хр. Курайский, граница леса; 7 — Горный Алтай, хр. Курайский, Урочище Арталык, дриадовая тундра; 8 — Горный Алтай, хр. Курайский, 2-й распадок, крупнотравный альпийский луг; 9 — Горный Алтай, хр. Курайский, 2-й распадок, Урочище Таджило, субальпийский луг; 10 — Горный Алтай, хр. Курайский, 2-й распадок, субальпийский луг; 13 — Горный Алтай, хр. Курайский, Старое Таджило; 16 — Казахстан, хр. Ивановский, сев.-вост. склон, окр. с. Поперечное, тундра.

Для разделения запасных белков семян применили метод электрофореза в полиакриламидном геле (Laemmli, 1970), модифицированный нами при изучении полиморфизма запасных белков эндосперма (проламинов) семян у представителей рода *Elymus* L. (Агафонова, Агафонов, 1991). Использовали трис-глициновую буферную систему для SDS-электрофореза в 10- и 14%-х полиакриламидных гелях, в экстракты белков добавляли редуцирующий агент 0.2 М 2-меркаптоэтанол. В качестве маркеров были выбраны глобулины семян.

Для оценки молекулярной массы полипептидных фракций использовался стандартный образец линии *Elymus sibiricus* ALT-1 — эталонный спектр, состоящий из компонентов, промаркированных белками с известными молекулярными массами.

Образцами называли белковый экстракт, полученный из одного семени и представленный на электрофореграмме в виде 1 спектра. Для характеристики внутрипопуляционной и межпопуляционной изменчивости по электрофоретическим спектрам глобулинов, а также различий между видами исследовали выборки из каждой популяции в количестве 48—60 семян.

Внутри- и межпопуляционную изменчивость по полипептидным спектрам семян у представителей 3 видов оценивали с помощью коэффициентов сходства ($K_{\text{сх.}}$), определяемых по формуле (Ayala et al., 1970). Вычисления проводили для каждой пары спектров внутри и между выборками.

Белковые компоненты регистрировали на миллиметровой бумаге. Построение матрицы проводили по наличию (1) или отсутствию (0) белкового компонента для каждого из образцов. Расчеты выполняли с использованием компьютерных программ Statistica и Bio Diversity Pro.

Альбуминовую и глобулиновую фракции разделяли диализом против дистиллированной воды. Экстракцию белков и дальнейшие процедуры выполняли, как описано в литературе (Гаврилюк и др., 1973). Выпавшие в осадок глобулины растворяли в 0.05 М трис-HCl буфере (pH 7—7.5) и добавляли 2-меркаптоэтанол. Альбумины оставались после диализа в над осадочной жидкости, к которой также добавляли редуцирующий агент.

Результаты и обсуждение

Для разделения глобулиновых и альбуминовых компонентов на электрофоретических спектрах семян 3 исследованных видов был проведен диализ суммарного экстракта полипептидов. После электрофоретического разделения спектр компонентов глобулиновой природы (G) почти полностью совпадает со спектром компонентов суммарных солерастворимых белковых фракций (O), взятых до проведения диализа (рис. 1). Альбуминовая фракция (A) представлена несколькими слабо выраженными компонентами, наиболее интенсивные из которых расположены в зонах I и IV.

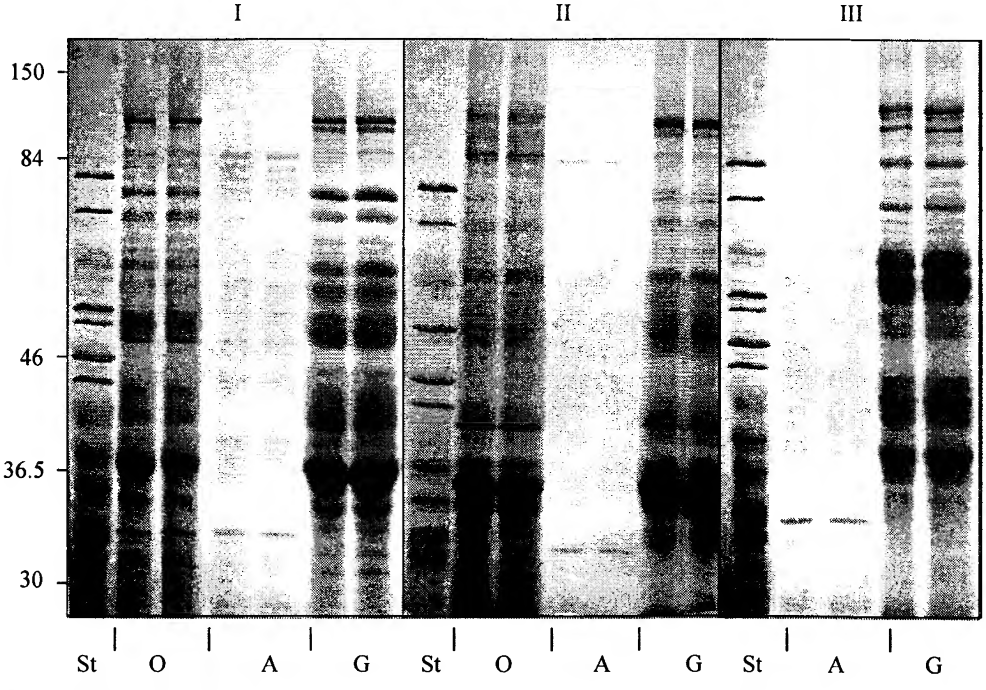


Рис. 1. Электрофоретические спектры альбуминов и глобулинов средней пробы семян *Hedysarum theinum* (I), *H. neglectum* (II) и *H. austrosibiricum* (III).

SDS — система, St — стандартный образец линии ALT-1; A — альбумины, G — глобулины, O — суммарный экстракт солерастворимых белков.

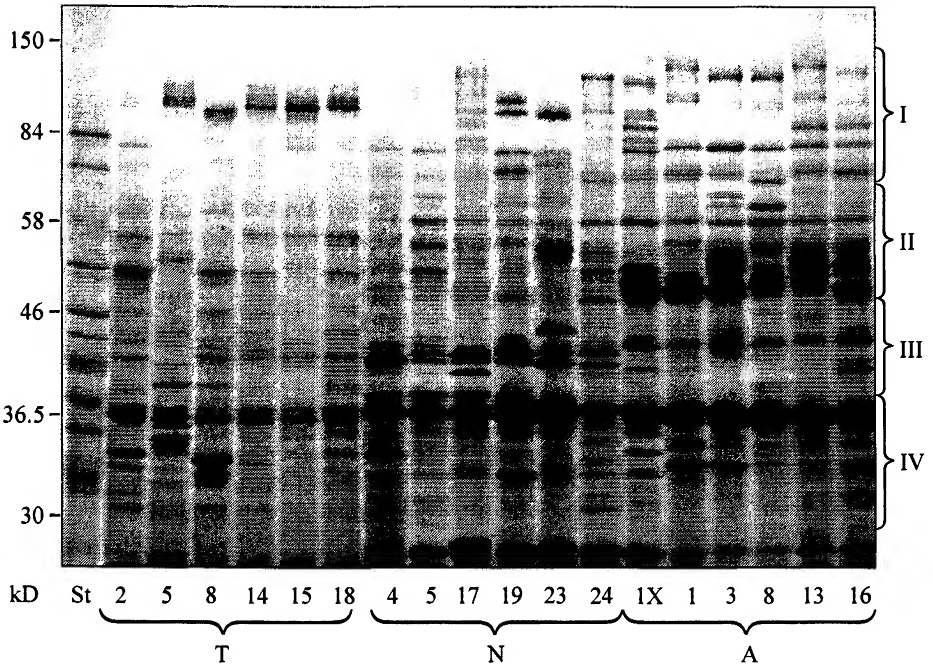


Рис. 2. Электрофоретические спектры глобулинов отдельных семян из 6 популяций *Hedysarum theinum* (T), *H. neglectum* (N) и *H. austrosibiricum* (A).

SDS — система, +Me — вариант, St — стандартный образец линии ALT-1; популяции: 2, 5, 8, 14, 15, 18 — *H. theinum*; 4, 5, 17, 19, 23, 24 — *H. neglectum*; IX, 1, 3, 8, 13, 16 — *H. austrosibiricum*.

Таким образом, можно заключить, что выделенные в данных условиях и представленные на электрофоретических спектрах белковые фракции в основном соответствуют полипептидам запасных глобулинов.

Результаты анализа электрофоретических спектров представителей изученных популяций *H. theinum* показывают, что все они состоят из компонентов, характеризующихся величиной молекулярных масс от 30 до 150 кД. На электрофореграммах исследованных образцов этого вида можно выделить, по крайней мере, 4 зоны (I—IV) (рис. 2: в качестве примера приводится по одному типичному представителю из 6 наиболее удаленных друг от друга популяций: 2, 5, 8, 14, 15, 18).

Несмотря на то что спектры очень насыщены компонентами, распределение которых практически для каждого семени индивидуально, в зоне IV во всех изученных спектрах присутствует группа, состоящая из 1—3 компонентов разной интенсивности. Эта характерная группа компонентов обнаружена у представителей всех популяций *H. theinum* и располагается приблизительно в области 36.5 кД (рис. 2).

Гетерогенность спектров, а следовательно, и изменчивость внутри изученных выборок из природных популяций *H. theinum* достаточно высоки, что подтверждается в основном низкими средними значениями $K_{\text{сх.}}$ для выборок (табл. 1). При этом крайние значения коэффициентов сходства для представителей выборок этого вида распределились между максимальной величиной $K_{\text{сх.}}$ = 66.8 % (популяция 3) и минимальной величиной $K_{\text{сх.}}$ = 34.7 % (популяция 2).

Для оценки межпопуляционной изменчивости по $K_{\text{сх.}}$ сравнивались попарно все 14 выборок из популяций *H. theinum*. При этом границы изменчивости составили

ТАБЛИЦА 1

Величины внутрипопуляционных коэффициентов сходства ($K_{\text{сх.}}$)
у представителей 3 видов *Hedysarum*

H. theinum		*H. neglectum*		*H. austrosibiricum*	
Популяция	$K_{\text{сх.}}$, %	Популяция	$K_{\text{сх.}}$, %	Популяция	$K_{\text{сх.}}$, %
2	34.6	4	29.3	1X	46.1
3	66.8	5	44.9	2X	60.7
5	38.9	8	37.9	3X	58.6
6	39.3	9	38.9	1	52.2
7	37.5	12	31.5	3	29.4
8	35.6	13	43.3	5	43.8
9	53.0	15	37.7	7	31.6
11	52.8	17	32.8	8	39.8
12	36.1	19	34.1	9	43.5
14	41.7	21	39.5	10	54.4
15	47.1	23	36.5	13	68.9
16	50.6	24	41.3	16	49.3
17	64.4	26	29.4		
18	34.8				

от 33.6 до 47.9 %, т. е. уровень межпопуляционной изменчивости для данного вида ниже уровня внутрипопуляционной изменчивости, что особенно заметно по верхней границе $K_{\text{сх.}}$ (47.9 и 66.8 % соответственно) (табл. 2).

На спектрах глобулинов семян *H. neglectum* компоненты распределились в том же диапазоне молекулярных масс (от 30 до 150 кД), что и для представителей *H. theinum* (рис. 2: в качестве примера приводится по одному типичному представителю из 6 наиболее удаленных друг от друга популяций: 4, 5, 17, 19, 23, 24). Для удобства в проведении дальнейшего анализа мы объединили компоненты также в 4 зоны (I—IV). Несмотря на высокую гетерогенность и изменчивость спектров, прослеживалась некоторая общая картина в распределении и интенсивности компонентов у представителей этого вида. У всех исследованных образцов в зоне 36.5 кД присутствовала группа компонентов, состоящая из 1—3 интенсивно окрашенных компонентов. Кроме того, в зоне III в области около 40 кД также присутствовала группа, состоящая из 1—4 ярко окрашенных компонентов, что, на наш взгляд, является характерной особенностью для представителей вида *H. neglectum* (рис. 2).

Спектры глобулинов у представителей этого вида отличались более высокой гетерогенностью по сравнению со спектрами представителей *H. theinum*, что подтверждается более низкими значениями $K_{\text{сх.}}$. Крайние значения $K_{\text{сх.}}$ для выборок из популяций этого вида составили 44.9 (популяция 5) и 29.3 % (популяция 4) (табл. 1).

ТАБЛИЦА 2

Диапазоны изменчивости межпопуляционных коэффициентов сходства ($K_{\text{сх.}}$)
у представителей 3 видов *Hedysarum*

Виды	Диапазон изменчивости $K_{\text{сх.}}$, %
H. theinum	33.6—47.9
H. neglectum	25.7—32.9
H. austrosibiricum	29.3—48.7

Для представителей этого вида величины характеризующие границы внутрипопуляционной изменчивости были больше, чем у представителей *H. theinum*.

Оценку межпопуляционной изменчивости для представителей вида *H. neglectum* приводили, сравнивая попарно выборки из 13 популяций. Величины $K_{сх.}$, как и следовало ожидать, вследствие большой гетерогенности спектров полипептидов характеризовались меньшими значениями (от 25.7 до 32.9 %) по сравнению с таковыми у представителей *H. theinum* и не превосходили по величине даже нижнюю границу (32.8 %) этого вида (табл. 2).

Состав и распределение компонентов глобулинов на электрофоретических спектрах выборок семян из 13 природных популяций *H. austrosibiricum*, так же как и у представителей 2 предыдущих видов, характеризовались высокой гетерогенностью. На их спектрах компоненты глобулинов распределились в основном в том же диапазоне молекулярных масс (от 30 до 150 кД), что и для 2 предыдущих видов (рис. 2: в качестве примера приводится по одному типичному представителю из шести наиболее удаленных друг от друга популяций: 1X, 1, 3, 8, 13, 16).

Все компоненты, как и в предыдущих двух видах, мы объединили также в 4 (I—IV) зоны. У всех исследованных образцов в зоне 36.5 кД присутствовала группа, состоящая из 1—3 интенсивно окрашенных компонентов. Зона III в большинстве случаев состояла из 1—6 ярко окрашенных компонентов, а в зоне II в области 55—60 кД выявилась группа из 2—4 близко расположенных также интенсивно окрашенных компонентов, специфичных для вида *H. austrosibiricum* (рис. 2).

Значения $K_{сх.}$ для представителей *H. austrosibiricum*, характеризующие внутрипопуляционную изменчивость в исследуемых выборках, составляют: минимальное — 29.4 (популяция 3), максимальное — 68.7 % (популяция 13) (табл. 1). Оценку межпопуляционной изменчивости по коэффициентам сходства у представителей *H. austrosibiricum* проводили, сравнивая попарно выборки из 13 популяций. В результате был выявлен довольно высокий уровень вариабельности (от 29.3 до 48.7 %) (табл. 2). Размах внутрипопуляционной и межпопуляционной изменчивости у представителей данного вида был также больше по сравнению с другими двумя исследованными видами.

Для видов *H. theinum* и *H. neglectum* величина диапазона межпопуляционной изменчивости приблизительно одинакова, однако для представителей вида *H. theinum* величины $K_{сх.}$ сдвинуты в сторону бóльших значений, что обусловлено несколько бóльшим сходством по компонентам глобулина внутри каждой выборки из популяций этого вида.

Уровень сходства между 3 видами определяли, сравнивая попарно популяции каждого вида. Наименьшие значения $K_{сх.}$ были обнаружены при сравнении *H. neglectum* и *H. austrosibiricum* (от 12.3 до 23.7 %) (табл. 3). При сравнении других пар видов *H. theinum*/*H. neglectum* и *H. theinum*/*H. austrosibiricum* было обнаружено, что значения верхних границ изменчивости у них приблизительно одинаковы и составили 32.9 и 30.7 % соответственно, а нижние границы отличаются, причем у вто-

ТАБЛИЦА 3

Диапазоны изменчивости коэффициентов сходства ($K_{сх.}$), полученных в результате сравнения 3 видов *Hedysarum*

Виды	Диапазон изменчивости $K_{сх.}$, %
H. theinum/*H. neglectum*	19.9—32.9
H. theinum/*H. austrosibiricum*	26.1—30.7
H. neglectum/*H. austrosibiricum*	12.3—23.7

рой пары видов в сторону меньших значений (табл. 3). Другими словами, самый низкий уровень сходства наблюдался между видами *H. neglectum* и *H. austrosibiricum*, а самый высокий — между *H. theinum* и *H. neglectum*. Следует отметить, что уровень сходства между исследуемыми видами заметно меньше, чем уровень сходства межпопуляционной и внутрипопуляционной изменчивости, выявленной у этих видов.

Таким образом, при более детальном изучении типов электрофоретических спектров глобулинов семян можно выявить некоторые особенности, характерные для представителей изученных популяций всех 3 видов. Во-первых, несмотря на высокую гетерогенность спектров, прослеживалась общая для 3 видов картина в распределении компонентов, которые мы объединили в 4 зоны; во-вторых, во всех спектрах образцов изучаемых видов в области около 36.5 кД (IV зона) присутствовала группа, состоящая из 1—3 компонентов разной интенсивности, специфичная для данного комплекса видов.

Основным различием между представителями видов *H. theinum*, *H. neglectum* и *H. austrosibiricum* является отсутствие других интенсивно окрашенных компонентов глобулинов семян у представителей *H. theinum* и их присутствие на электрофоретических спектрах у представителей *H. neglectum* (группа компонентов около 40 кД, зона III) и у представителей *H. austrosibiricum* (группа компонентов около 55—60 кД, зона IV).

Выявлена большая изменчивость по запасным глобулинам семян, что подтверждается в основном невысокими значениями $K_{\text{сх.}}$ для выборок (границы изменчивости 29.3—68.7 %) и более низкими значениями $K_{\text{сх.}}$ (12.3—32.9 %) при сравнении видов.

Таким образом, наличие либо отсутствие интенсивно окрашенных групп компонентов в разных зонах электрофоретических спектров глобулинов у изученных 3 видов позволяет провести визуальную оценку полипептидных спектров и идентификацию каждого таксона из рассматриваемого комплекса близкородственных видов. Подобный способ оценки сортовой принадлежности рассматривался для сортов люпина синего, различающихся по интенсивности компонентов на полипептидных спектрах (Gillespie, Biagrove, 1975).

В целом результаты нашего исследования показывают возможность идентификации 3 видов *Hedysarum*: *H. theinum*, *H. neglectum*, *H. austrosibiricum* по полипептидным спектрам запасных глобулинов семян, что также подтверждается небольшим уровнем сходства между этими видами.

Благодарности

Авторы выражают благодарность д. б. н. Р. Я. Пленник, к. б. н. Н. А. Карнауховой и С. Б. Нечепуренко за любезно предоставленный семенной материал.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агафонов А. В., *Агафонова О. В.* Электрофоретические спектры проламина у образцов пырея бескорневищного различного происхождения // Генетика. 1990. Т. 26. № 11. С. 1992—2001.

Агафонова О. В. Существует ли геномная специфичность в роде пырейник // Докл. АН. 1997. Т. 352. № 4. С. 838—840.

Агафонова О. В., *Агафонов А. В.* Повышение разрешающей способности электрофоретического метода для таксономических и генетико-селекционных исследований многолетних злаков трибы Пшеницевые (*Triticeae*). Киев, 1991. 11 с. (Деп. ВИНИТИ 23.10.91, № 2467-В91).

Гаврилюк И. П., Губарева Н. К., Конарев В. Г. Выделение, фракционирование и идентификация белков, используемых в геномном анализе культурных растений // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1973. Т. 52. Вып. 1. С. 249—281.

Конарев В. Г., Гаврилюк И. Б., Губарева Н. К. Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники и селекции. М., 1993а. Т. 1. 447 с.

Конарев В. Г., Гаврилюк И. Б., Губарева Н. К. Теоретические основы селекции. М., 1993б. 520 с.

Красноборов И. М., Азовцев Г. Р., Орлов В. П. Новый вид рода *Hedysarum* (*Fabaceae*) из Южной Сибири // Бот журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 968—973.

Курбатский В. И. Сем. *Fabaceae* (*Leguminosae*). Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. 277 с.

Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 320 с.

Созинов А. А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. М., 1985. 217 с.

Уткин Л. А. Народные растения Сибири // Тр. НИИ хим.-фарм. 1931. Т. 4. Вып. 24. С. 34—42.

Ayala G. J., Maurao C. A., Perez-Salas S. et al. Enzyme variability in the Drosophilae Williston group. I. Genetic differentiation among species // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1970. N 67. P. 225—232.

Gillespie G. H., Biagrove R. Y. Variability in the proportion and type of subunits in lupin storage globulins // Ast. J. Phys. 1975. Vol. 2. P. 13—18.

Laemmli U. K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // Nature. 1970. Vol. 227. N 5259. P. 680—685.

SUMMARY

Hedysarum theinum Krasnob., *H. neglectum* Ledeb. and *H. austrosibiricum* B. Fedtsch. are closely related species, difficult to identify by morphological characters, occurring in different ecological geographical zones of Altai, Khakasia and Kazakhstan. A comparative study of electrophoretic spectra of seed globulins of these species was made, using SDS polyacrylamide gel electrophoresis. A high variability of the storage seed globulins is revealed. A species characteristic for the studied complex of closely related species is presence of the zones (1 to 3) containing the most intensive components of the globulins.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.394.742

© Н. Н. Цвелёв

О РОДЕ *POLYPODIUM* (*POLYPODIACEAE*) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ И СЕВЕРНОЙ АЗИИ

N. N. TZVELEV. ON THE GENUS *POLYPODIUM* (*POLYPODIACEAE*) IN THE EASTERN EUROPE AND THE NORTHERN ASIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 16.04.2004

Для Восточной Европы и Северной Азии (территории бывшего СССР) указывается 7 видов рода *Polypodium* L. Приводятся их краткая характеристика и ключ для их определения. Недавно описанный *P. kamelinii* Schmakov, вероятно, конспецифичен с *P. vulgare*; присутствие на Дальнем Востоке *P. glycyrrhiza* D. C. Eaton мало вероятно.

Ключевые слова: *Polypodium*, *Polypodiaceae*, Восточная Европа, Северная Азия.

Несмотря на наличие целого ряда работ, специально посвященных роду *Polypodium* L. (Shivas, 1961; Rothmaler, Schneider, 1962; Бобров, 1964, и др.), и большое количество региональных обработок, все еще нет полной ясности в отношении распространения видов этого рода на территории бывшего СССР, различий между ними и их происхождения, о котором можно судить по данным кариологии. Все виды этой территории близко родственны и, на наш взгляд, не заслуживают разделения на 3 ряда: *Australia* A. Bobr., *Vulgaria* A. Bobr. и *Occidentalia* A. Bobr., предложенного А. Е. Бобровым (1964). Ниже приводим краткую характеристику 7 указывавшихся для Восточной Европы и Северной Азии видов этого рода на основании имеющейся литературы и материалов Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), а также ключ для их определения. Как и в других группах папоротников, в эволюции рода *Polypodium* большое значение имела межвидовая гибридизация.

1. *P. sibiricum* Sipl., 1974, Новости сист. высш. раст. 11 : 329, Цвел. 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 31; Губан. 1996, Консп. фл. Внешн. Монг. (Сосуд. раст.) : 12; Шмаков, 1999, Опред. папоротн. Рос.: 30; Haufler et al.; 2000, in Fl. North Amer. 2 : 319; Шмаков, 2001, Turczaninowia, 4, 1—2 : 47; Гуреева, 2001, Равноспор. папоротн. Южн. Сиб.: 15. — *P. virginianum* auct. non L.: Фомин, 1934, во Фл. СССР, 1 : 85; Краснобор., 1988, во Фл. Сиб. Lycopod.—Hydrochar.: 74.

Распространен в значительной части внеарктической Сибири и Дальнего Востока от Алтая до Камчатки и Сахалина, в горах Монголии и Северо-Восточного Китая, а также на Аляске и в западной части Канады.

Описан из Прибайкалья.

Тип: «Баргузинский заповедник, замшелые валуны в русле р. Давше, темнохвойный лес, 15 V 1971, В. Сипливинский» (LE).

Один из наиболее древних диплоидных (2n = 74) видов рода, вероятно, уже в неогене широко распространенный в горных районах северного полушария, а в плейстоцене спустившийся на равнины вместе с тайгой. Как оказалось, его геном входит в состав генотипа евразиатского *P. vulgare* и распространенного в восточных районах Северной Америки *P. virginianum* L. с 2n = 148, происходящего от гибридизации *P. sibiricum* × *P. appalachianum* Haufler et Windham (Haufler et al., 1993). От *P. virginianum*, за который *P. sibiricum* долго принимался, он отличается темно-бурыми чешуями на более тонких корневищах. Эти же признаки, а также более узкие, обычно широколинейные пластинки вай отличают *P. sibiricum* от *P. vulgare*.

2. *P. vulgare* L., 1753, Sp. Pl. : 1085; Введ. и Пучкова, 1968, в Опред. раст. Средн. Азии, 1 : 17; А. Бобр., 1974, во Фл. европ. части СССР, 1 : 96; Протопоп., 1987, в Опред. высш. раст. Укр. : 36; Краснобор., 1988, цит. соч.: 75; Цвел., 1991, цит. соч.: 32; Шмаков, 1999, цит. соч.: 30; Дідух и др. 2000, в Екофл. Укр. 1 : 204; Шмаков, 2001, цит. соч.: 47; Гуреева, 2001, цит. соч.: 15; Кудряшова, 2003, в Консп. фл. Кавк. 1 : 155.

Встречается почти по всей Европе, но в равнинных районах очень спорадически и преимущественно на выходах кислых пород и валунах. На юго-востоке Европы имеется изолированное местонахождение в Ростовской обл. («Скалы по Миусу к югу от ст. Крестной, 17 VI 1895, Г. Танфильев») и несколько местонахождений на Южном Урале. Во внетропической Азии он доходит на восток до Енисея и Алтая, а на юге — до Кавказа и Тяньшаня включительно.

Описан из Европы («in Europal rimis rupium»), а лектотип выбран из Швеции.

Наиболее северные и более высокогорные популяции этого вида часто имеют более мелкие и укороченные вайи с относительно широкими тупыми перьями. Они были описаны в качестве разновидности — var. *rotundatum* Milde, но вряд ли заслуживают особого названия. С такими экземплярами очень сходны и образцы с гор Талыша: «Азербайджан, Зувант, сел. Татони, на скалах, 2100 м, 12 XI 1970, А. Аскеров» (LE), описанные как «*P. vulgare* var. *zuvandicum* Askerov et A. Bobr.» (1972, Бот. журн. 57, 10 : 1299), однако они имеют темно-бурые чешуи корневища и заслуживают дальнейшего изучения.

Имеет тетраплоидное хромосомное число — 2n = 148 и происходит от гибридизации двух диплоидных (с 2n = 74) видов. Американские авторы (Haufler et al., 1993) считают его предками *P. sibiricum* и западноамериканский вид *P. glycyrrhiza* D. C. Eaton, но, на наш взгляд, здесь более вероятна плиоцен-плейстоценовая гибридизация *P. sibiricum* с преимущественно средиземноморским диплоидным видом *P. australe*. Примеров подобной гибридизации довольно много (например, происхождение тетраплоидного *Poa annua* L. от гибридизации северо-евразийского *P. supina* Schrad. со средиземноморским *P. infirma* Kunth). Эта гипотеза подтверждается наличием у *P. vulgare* промежуточных признаков между *P. australe* и *P. sibiricum*, а также его значительной изменчивостью.

3. *P. kamelinii* Schmakov, 2001, Turczaninowia, 1, 1—2 : 48. — *P. nipponicum* auct. non Mett.: Воробьев, 1960, Тр. Дальневост. фил. АН СССР, 3 : 79. — *P. someyae* auct. non Yatabe: А. Бобр., 1964, Бот. журн. 49, 4 : 5437. — *P. vulgare* auct. non L.: Цвел., 1991, цит. соч.: 32; Шмаков, 1999, цит. соч.: 30, p. min. p.

Этот вид в последнее время описан с о-ва Петрова в Лазовском р-не Приморского края, где он растет в изобилии, а в России встречается также на юге Сахалина и Курильских островов. В небольшом количестве он был найден нами также на скалах морского побережья против о-ва Петрова. Очень вероятно, что он встречается также в Японии. Его тип: «Приморский край, Лазовский район, о. Петрова, склон сев. экспозиции, тиссовый лес, 17 X 1992, А. Шмаков, А. Киселев» (SSBY, iso. — LE).

Нами (Цвелёв, 1991 : 32) дальневосточные популяции из родства *P. vulgare* были отнесены к типичным для этого вида, так как мы не смогли обнаружить каких-либо различий между ними. Однако А. И. Шмаков (2001 : 48) описал их в качестве особого вида — *P. kamelinii*, сравнивая их не с *P. vulgare*, а с американским видом *P. occidentale* (=*P. glycyrrhiza*), от которого они действительно хорошо отличаются. После этого мы еще раз тщательно сравнивали изотип *P. kamelinii* и собранные нами образцы *P. kamelinii* («О. Петрова, смешанный лес с валунами, 27 IX 1988, № 106, Н. Цвелёв» — LE), фактически являющиеся его топотипами, с типичными образцами *P. vulgare* с Карельского перешейка, но также не нашли каких-либо различий. В Северной Америке нет *P. vulgare* s. str., а его ближайшие местонахождения находятся на Западном Саяне, но подобные разрывы в ареале, связанные с аридизацией внутренних районов Азии, встречаются и в других группах растений. Поэтому мы сомневаемся в самостоятельности *P. kamelinii*, и лишь возможность его происхождения от гибридизации *P. sibiricum* × *P. glycyrrhiza* (или *P. fauriei*), а не *P. sibiricum* × *P. australe* позволяет пока сохранить этот вид. Не исключено, что при наличии такого происхождения у *P. kamelinii* могут обнаружиться какие-либо микроморфологические или анатомические отличия от *P. vulgare* s. str.

4. *P. glycyrrhiza* D. C. Eaton, 1856, Am. Journ. Sci. Arts, ser. 2, 22 : 138; Haufler et al., 1993, in Fl. North Amer. 2 : 319. — *P. vulgare* var. *occidentale* Hook. 1840, Fl. Bor. Amer. 1 : 258. — *P. occidentale* (Hook.) Hult., 1941, Fl. Alaska, Yukon, 1 : 44; Цвел., 1991, цит. соч.: 33. — *P. aleuticum* A. Bobr., 1964, цит. соч.: 542.

Распространен в Северной Америке вдоль побережья Тихого океана от Алеутских островов и юга Аляски до штата Вашингтон включительно. В Гербарии LE имеется экземпляр с этикеткой «E Kuriles, Merk», возможно ошибочно этикетированный. Кроме того, этот вид указывается для Камчатки в новой «Флоре Северной Америки» (Haufler et al., l. c.), может быть, также по ошибке. Однако возможность его находки на Тихоокеанском побережье Азии нельзя считать исключенной. Описан с гор северо-запада США.

Является диплоидом с 2n = 74 и иногда принимается за один из предков *P. vulgare* (Haufler et al., 1993 : 315), что, на наш взгляд, не исключено лишь для его восточных популяций, описанных как *P. kamelinii*.

Сходен с крупными образцами *P. interjectum*, но имеет коротковолосистые по оси и жилкам сверху пластинки вай. Наиболее северные популяции с более короткими и широкими перьями, похожие по облику на *P. vulgare* var. *rotundatum* Milde, описаны как *P. aleuicum* A. Bobr. (l. c.).

5. *P. interjectum* Shivas, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 58 : 28; А. Бобр., 1974, цит. соч.: 96; Протопоп., 1987, цит. соч.: 36; Akeroyd, Jermy, 1993, in Fl. Europ., ed. 2, 1 : 16; Шмаков, 1999, цит. соч.: 30; Дідух и др. 2000, цит. соч.: 204, в прим.; Кудряшова, 2003, цит. соч.: 156. — *P. vulgare* f. *prionodes Aschers.*, 1896, in Ashers. u. Graebn. Syn. Mitteleurop. Fl. 1 : 94. — *P. vulgare* subsp. *prionodes* (Ashers.) Rothm., 1929, Mitt. Thüring Bot. Ver., N. F. 38 : 106. — *P. vulgare* subsp. *issaevii* Asker. et A. Bobr., 1972, l. c.: 1300. — *P. serratum* auct. non Saut.: Фомин, 1934, во Фл. СССР, 1 : 89, p. p. — *P. australe* auct. non Fee: Рубцов, 1972, Опред. высш. раст. Крыма: 25; Кудряшова, 2003, цит. соч.: 156, p. p.

Распространен в значительной части Европы и Юго-Западной Азии, но отсутствует в странах Скандинавии и на территории бывшего СССР, исключая Калининградскую обл. России, Литву и Крым. Он менее холодостоек, чем *P. vulgare*, и потому встречается лишь в нижнем поясе гор. Если *P. vulgare* приурочен почти исключительно к обнажениям кислых пород (гранита, песчанника и др.) и валунам, то *P. interjectum* предпочитает основные породы, обычно встречаясь на обнажениях известняка, мергеля, мела и подобных им пород. В достоверности указания *P. interjectum* для Калининградской обл. (Rothmaler, Schneider, 1962) вряд ли можно сомневаться, хотя гербарного материала мы не видели и в новейшей сводке по этой области (Губарева и др., 1999), он отсутствует. Нет его и в последней сводке по флоре Прибалтийских республик (Эглите и др., 1993), хотя в Гербарии LE имеется экземпляр из Литвы с этикеткой: «Ковенская губ., г. Юрбург (ныне Юрбаркас), собр. П. Виноградов-Никитин». Указание А. Е. Боброва (1974 : 96) для Калужской обл. относится к *P. vulgare*. Мы не видели материала по этому виду из Закарпатья и указания его для Карпат (Бобров, 1974 : 96; Протопопова, 1987 : 36) считаем сомнительным. В «Екофлоре України» (Дідух и др., 2000 : 204) приведен только *P. vulgare*, но отмечено, что для Южного берега Крыма выделяют еще *P. interjectum*, «який не має чіткого ні морфологічного, ні екологічного відміживання», с чем мы не можем согласиться. По-видимому, он же указывается на этой же странице в разделе «География», но под другим названием: «ssp. *australe* — рідко в Гірському Криму». Шмаков (1999 : 30) приводит этот вид для «запада» Европейской России, вероятно имея в виду Калининградскую обл. По нашим данным, *P. interjectum* довольно обычен на Южном берегу Крыма и Черноморском побережье Кавказа. К этому виду мы считаем возможным отнести и описанный из Талыша («Ленкорань, сел. Биласар, 12 XI 1970, А. Аскеров» — BAK) таксон *P. vulgare* subsp. *issaevii* Askerov et A. Bobr. (1972, l. c.), хотя талышский материал по *Polypodium* заслуживает дополнительных исследований. *P. interjectum* описан из Шотландии (тип: «Shivas N 342 col. St Cyrus, Kincardineshire, Scotland»).

Наиболее «молодой» (возможно, плейстоценового возраста) из приведенных видов рода, являющийся гексаплоидом с 2n = 222 и, по-видимому, происходящий от гибридизации *P. vulgare* (2n = 148) × *P. australe* (2n = 74), что подтверждается его промежуточными признаками. Однако он более сходен с *P. australe*, что можно объяснять присутствием в его генотипе 2 геномов *P. australe* (второй от *P. vulgare*) и одного генома *P. sibiricum*. Близостью к *P. australe* объясняется и его пониженная холодостойкость по сравнению с *P. vulgare*. По нашим данным, он отличается от *P. vulgare* прежде всего формой вай, которые обычно имеют треугольно-яйцевидные или ланцентно-яйцевидные пластинки с более длинными, но более узкими и часто островатыми перьями. У *P. vulgare* пластинки вай обычно ланцетные и лишь у мелких северных популяций (где *P. interjectum* не встречается) могут быть ланцетно-яйцевидными. Другие отличия менее выдержаны. К ним относятся отсутствие беловатой жилки между выемками пластинки вайи и ее осью (у *P. vulgare* выемки обычно соединены с осью вайи жилкой), более оттянутая верхушка вайи, овальные, а не округлые в начале развития сорусы, обычно трижды (а не дважды) вильчатые жилки близ основания нижних перьев. Новые вайи у *P. interjectum* обычно формируются летом и образуют зрелые споры осенью, а у *P. vulgare* вайи формируются в конце весны—начале лета и образуют споры летом.

На Кавказе встречаются похожие на *P. interjectum* крупные особи с недоразвитыми спорангиями («Pl. Abchaziae exs. N 37, in faucibus umbrosis prope Jurjevskoe, 12 VIII 1902, G. Woronow»; «Fl. Cauc. exs., Tzebelda, mons Apiancza, in sylva umbrosa, 7 X 1908, G. Woronow», и др.). Вполне вероятно, что они принадлежат к стерильному гибриду *P. vulgare* × *P. interjectum*, описанному из Западной Европы как *P.* × *mantoniae* Rothm. (1962, Die Kulturpflanze, Beih. 3 : 246) с 2n = 185.

6. *P. australe* Fee, 1852, Mem. Fam. Foug. (Gen. Fil.) 5 : 236; А. Бобр., 1964, цит. соч.: 541; Шмаков, 1999, цит. соч.: 30; Кудряшова, 2003, цит. соч.: 156, p. p. — *P. cambricum* L. subsp. *australe* (Fee) Greuter et Burdet, 1981, Willdenowia, 11 : 24. — ? *P. cambricum* L. 1753, l. c.: 1086; Akeroyd, Jermy, 1993, l. c.: 15. — *P. vulgare* var. *serratum* Willd., 1810, Sp. Pl. 5 : 173. — *P. serratum* (Willd.) Saut., 1882, Hedwigia, 44 : 106, non Aubl. 1775; Фомин, 1934, цит. соч.: 89, p. p.; Гроссг., 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 36, p. p.

Спорадически распространен в Европе от Ирландии и юга Великобритании через Швейцарию и южную Германию до Болгарии и Турции и восточнее до Кавказа и Ирана. В Крыму он, по-видимому, отсутствует, и за него принимался там очень похожий *P. interjectum*. На Черноморском побережье Кавказа встречается редко (известен, например, образец: «Абхазия, Новый Афон, в расщелинах старой стены Ново-Афонского монастыря, 28 V 1959, N 91, С. Липшиц») и гораздо реже, чем *P. interjectum*.

P. australe имеет диплоидное хромосомное число 2n = 74, по-видимому являясь одним из предков *P. vulgare* и *P. interjectum*. Его тип происходит из Корсики. В отношении названия этого вида нет единого мнения. Дело в том, что Линнеем был описан из Англии по стерильному и, вероятно, культивируемому образцу с перисто-раздельными перьями вид *P. cambricum* L., который, как оказалось, является диплоидом и, следовательно, должен принадлежать к *P. australe*. Согласно номенклатурным правилам, монстрозность типового образца не является препятствием для его признания, и *P. cambricum* следует считать приоритетным названием для *P. australe*, как считают авторы «Flora Europaea» (l. c.). Однако мы предпочитаем сохранить название «*P. australe*» до получения более полных данных о происхождении *P. cambricum*.

Почти все отличия *P. australe* от *P. vulgare* совпадают с указанными выше для *P. interjectum*, но треугольно-яйцевидная форма пластинок вай здесь более выдержана. Значительно труднее отличить этот вид от *P. interjectum*, от которого прежде его не отличали. Обычно приводимое (например, Шмаков, 1999 : 30) присутствие парафиз (разветвленных стерильных веточек) среди спорангиев в сорусах *P. australe* хорошо заметно лишь в начале развития сорусов, да и парафизы, по-видимому, не всегда имеются. Мы считаем более удобным отличать *P. australe* от *P. interjectum*, как и от *P. vulgare*, более длинными чешуями на корневищах, многие из которых 7—10 (а не менее 7) мм дл., а также более неравными перьями вай, из которых перья 2-й и 3-й снизу пар обычно длиннее остальных. У *P. interjectum* и *P. vulgare* перья 3—6 (8) пар снизу обычно почти одинаковой длины. Отметим, что *P. australe* еще более облигатный кальцефил чем *P. interjectum*, а вайи у него формируются осенью или зимой. Приводимый для Западной Европы стерильный гибрид *P. australe* × *P. interjectum* = *P.* × *shivasiae* Rothm. (1962. l. c.: 245) может быть найден на Кавказе, но внешне он почти не отличается от вышеприведенного *P.* × *mantoniae*, хотя имеет хромосомное число 2n = 185.

7. *P. fauriei* Christ, 1896, Bull. Herb. Boiss. 4 : 672; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 26; Цвел., 1991, цит. соч.: 33; Шмаков, 1999, цит. соч.: 30.

Японский вид, заходящий в Россию на юге Сахалина и Курильских островов. Описан из Японии.

От других видов из родства *P. vulgare* отличается рассеянно-волосистыми по осям снизу вайями, при высыхании спирально скручивающимися на 1—3 оборота. Хромосомное число его пока неизвестно.

В заключение приводим краткий ключ для определения видов.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *POLYPODIUM*

1. Вайи снизу по оси и осям перьев рассеянно-волосистые, при высыхании спирально скручивающиеся . . . . 7. *P. fauriei*.

+ Вайи снизу голые, при высыхании не скручивающиеся спирально . . . . 2.

2. Пластинки вай ланцетно-яйцевидные, сверху вдоль оси, а обычно и вдоль оси перьев коротковолосистые . . . . 4. *P. glycyrrhiza*.

+ Пластинки вай голые . . . . 3.

3. Пластинки вай в очертании от ланцетных до широколинейных; перья их в верхней части неоттянутые, тупые или туповатые, от туповатогородчатых до почти цельнокрайных; выемки пластинки вай обычно соединены беловатой жилкой с осью вайи; нижние 5—15 перьев почти одинаковой длины . . . . 4.

+ Пластинки вай от треугольно-яйцевидных до ланцетно-яйцевидных; перья их обычно в верхней 1/3—1/5 заметно оттянутые к часто островатой верхушке, обычно зубчатые; выемки пластинки вай обычно отделены от ее оси полоской зеленой хлоренхимы; перья более неравные . . . . 5.

4. Пластинки вай чаще широколинейные, обычно 2—4 см шир. и в 3—5 раз длиннее своей ширины. Чешуи корневищ, все или почти все, темно-бурые с более светлым краем . . . . 1. *P. sibiricum*.

+ Пластинки вай чаще ланцетные, обычно 3—7 см шир. и в 2.5—3.5 раза длиннее своей ширины. Чешуи корневищ обычно бурые . . . . 2. *P. vulgare* (incl. 3. *P. kamelinii*).

5. Пластинки вай от треугольно-яйцевидных до ланцетно-яйцевидных; обычно с 3 по 7 от основания пары перьев самые длинные и почти одинаковой длины. Сорусы без парафиз. Чешуи корневищ 3—7 мм дл., у основания часто яйцевидные, рыхло расположенные . . . . . . 5. *P. interjectum*.

+ Пластинки вай треугольно-яйцевидные; обычно 2-я или 3-я от основания пара перьев снизу самая длинная. Сорусы в начале развития обычно с парафизами. Чешуи корневища 7—10 мм дл., в нижней части обычно ланцетные, более тесно расположенные . . . . 6. *P. australe*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аскеров А. М., Бобров А. Е. К систематике некоторых видов папоротников из Талыша // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 6. С. 1296—1301.

Бобров А. Е. Сравнительный морфологический анализ видов рода *Polypodium* L. флоры СССР // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 4. С. 534—545.

Бобров А. Е. Папоротникообразные — *Pteridophyta* // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 68—99.

Губарева И. Ю., Дедков В. П., Непреенко М. Г. и др. Конспект сосудистых растений Калининградской области. Калининград, 1999. 106 с.

Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Томск, 2001. 158 с.

Дідух Я. П., Протопопова В. В., Ермоленко В. М., Тихоненко Ю. А. Родина *Polypodiaceae* — Багатоніжкови // Екофлора України. Київ, 2000. Т. 1. С. 204—205.

Красноборов И. М. Polypodiaceae // Флора Сибири. *Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae*. Новосибирск, 1988. С. 74—75.

Кудряшова Г. Л. Polypodiaceae // Конспект флоры Кавказа. СПб., 2003. Т. 1. С. 155—156.

Протопопова В. В. Многоножковые — *Polypodiaceae* // Определитель высших растений Украины. Киев, 1987. С. 36.

Цвелёв Н. Н. Папоротниковидные — *Polypodiophyta* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1991. Т. 5. С. 9—94.

Шмаков А. И. Определитель папоротников России. Барнаул, 1999. 107 с.

Шмаков А. И. Конспект папоротников России // Turczaninowia, 2001. Т. 4. Вып. 1—2. С. 36—72.

Эглите З., Кууск В., Банджюлене Р. Pteridophyta // Флора Балтийских республик. Тарту, 1993. Т. 1. С. 130—153.

Haufler Ch. H., Windham M. D., Lang F. A., Whitmore S. A. Polypodiaceae // Flora of North America north of Mexico. N. Y., Oxford, 1993. Vol. 2. P. 314—320.

Rothmaler W., Schneider U. Die Gattung *Polypodium* in Europa // Kulturpflanze. Beiheft 3. 1962. S. 234—248.

Shivas M. G. Contributions to the cytology and the taxonomy of species of *Polypodium* in Europe and America // J. Linn. Soc. London [Bot.]. 1961. Vol. 58. N 370. P. 13—38.

SUMMARY

7 species of the genus *Polypodium* (*Polypodiaceae*) are reported for the Eastern Europe and the Northern Asia (within the former USSR). Brief information on their nomenclature, typification, distribution range, differences and probable origin as well as identification key are given. The hybrid origin of *P. vulgare* (*P. sibiricum* × *P. australe*) is suggested. *P. kamelinii*, recently described from the Russian Far East, is probably conspecific with *P. vulgare*. *P. glycyrrhiza* is probably erroneously reported for the Russian Far East.

УДК 582.893 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 10

© M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov

HYMENIDIUM (*UMBELLIFERAE*) IN CHINA AND INDIA: THE NEW SPECIES, A NEW COMBINATION AND SOME CORRECTIONS

М. Г. ПИМЕНОВ, Е. В. КЛЮЙКОВ. *HYMENIDIUM* (*UMBELLIFERAE*) В КИТАЕ И ИНДИИ: НОВЫЕ ВИДЫ, НОВАЯ КОМБИНАЦИЯ И НЕКОТОРЫЕ КОРРЕКТИВЫ

Lomonosov Moscow State University
119899 Moscow, Vorobyevy Gory
E-mail: pimenov@2.botgard.bio.msu.ru

Four new species of *Hymenidium* have been described from China. *H. virgatum* Pimenov & Kljuykov sp. n. was misinterpreted in Chinese floristic literature as «*Ligusticum franchetii*» H. Boissieu. Other new Chinese species have been described on the basis our own collections from Sichuan and the herbarium of the Sino-German expedition from Xizang. Field observations in Jammu & Kashmir (India) allowed to distinguish *H. stellatum* and *H. lindleyanum*; for the latter new nomenclatural combination in *Hymenidium* has been proposed.

Key words: *Hymenidium*, *Umbelliferae*, China, India.

In our revision of the *Umbelliferae* taxa, closely related to *Pleurospermum* Hoffm., numerous *Pleurospermum* species from Sino-Himalayan region were transferred to restored genus *Hymenidium* Lindl. (Pimenov et al., 2000; Pimenov & Kljuykov, 2000a, b). After this publication some new materials on this genus were studied. They include the rich herbarium collections of expeditions under the Sino-German Juniper Restoration Project and other gatherings from GOET, collected in Tibet, as well as our own herbarium from Yunnan, Sichuan, and Jammu & Kashmir. Some related plants were studied in KUN, CDBI, NAS and PE.

The new species of *Hymenidium*

One of the described species although absolutely unknown, was misinterpreted in some recent publications on Chinese flora (Pu, 1991, 1993; Pu et al., 1992), presenting it under the name of *Ligusticum franchetii* H. Boissieu. We found the determinations in CDBI, whereas in NAS the same plant was kept under the name of *Sinolimprichtia alpina* H. Wolff. The latter however is also misinterpreted in «Flora Reipublicae Popularis Sinicae» as a plant having entire bracteoles, despite of its description with pinnately divided bracteoles. The plant under discussion has entire bracteoles. G.-H. Leute (1969) has transferred *L. franchetii* to the genus *Ligusticopsis* Leute. Having studied the authentic *L. franchetii* in P (fig. 1), we confirmed that it belongs to *Ligusticopsis* and decided to include it in synonymy of polymorphic *Ligusticopsis daucoides* (*Ligusticum daucoi-*

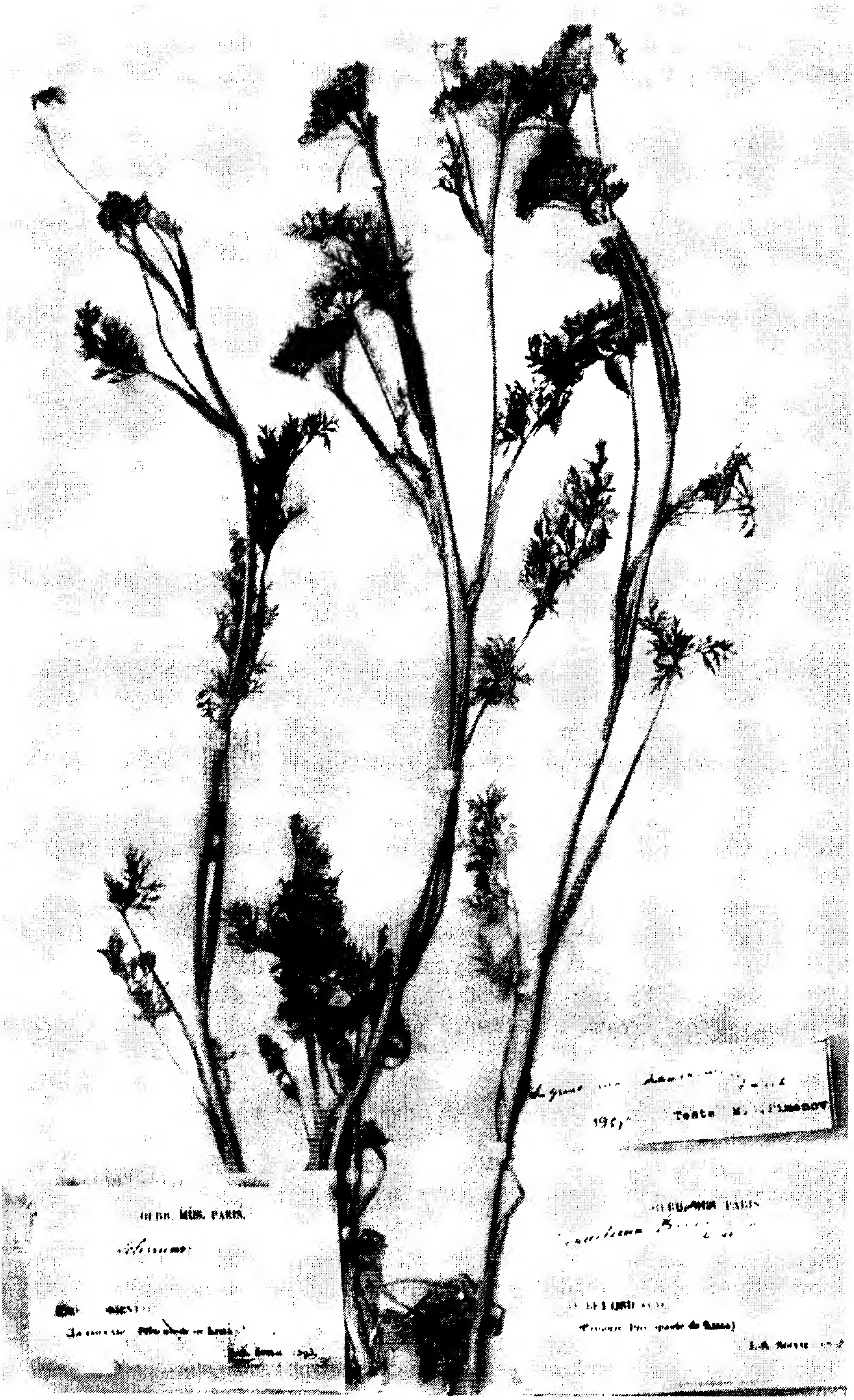


Fig. 1. *Ligusticum franchetii* H. Boissieu, holotype (P).

des (Franch.) Franch.), uncorrectly treated by G.-H. Leute. Our broad interpretation of this species is clear from the below presented synonymy of the species and its citations in regional floras:

Ligusticopsis daucoides (Franch.) [Lavrova, 1996, Mat. IX Moscow Conf. Phylog. Plant.: 78, comb. inval. (Art. 33.3), ex] **Pimenov et Kljuykov comb. nov.** ≡ *Trachydium daucoides* Franch., 1885, Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat., ser. 2, 8 (Pl. David. 2): 245; Franch., 1888, Nuov. Arch. Mus. Hist. Nat., ser. 2, 10 (Pl. David. 2): 63. ≡ *Ligusticum daucoides* (Franch.) Franch., 1894, Bull. Soc. Philom. Paris, ser. 8, 6 : 135; Shan RenHwa, 1941, Sinensia 12 : 175; Leute, 1970, Ann. Naturhist. Mus. Wien 74 : 491, tab. 14, fig. 4; Wu Zheng Yi (ed.), 1984, Index Fl. Yunnan. 1 : 915; Chang HoTseng, 1985, in Fl. Reip. Pop. Sin. 55, 2 : 249, tab. 102, fig. 1—6; Yang MingZhu, 1989, in Fl. Guizhou 4 : 410; Pu FaTing, 1991, Acta Phytotax. Sin. 29, 6 : 546; Pu FaTing, 1993, in Wang WenTsai (ed.), Vasc. Pl. Hengduan Mts.: 1341; Sheh MengLan, 1997, in Fl. Yunnanica 7 : 584, tab. 186, fig. 6—9; Li Heng et al., 2000, Fl. Gaoligong Mts.: 805; Fu LiKuo et al. (eds.), 2001, High. Plants China 8 : 661, fig. 1069 (4—9). ≡ *Angelica daucoides* (Franch.) M. Hiroe, 1958, Umbell. Asia 1 : 173; M. Hiroe, 1979, Umbell. World: 1428.

Typus: China «Thibet oriental, Moupine, in pratis montium altissimarum [haute prairie] 08.1869. A. David, s. n.» (holo — P!).

=*Selinum oliverianum* H. Boissieu, 1903, Bull. Herb. Boissier, 2 ser. 10 : 846. ≡ *Ligusticum oliverianum* (H. Boissieu) Shan RenHwa, 1941, Sinensia 12 : 175; M. Hiroe, 1958, Umbell. Asia 1 : 111; M. Hiroe, 1979, Umbell. World: 1080; Chang HoTseng, 1985, in Fl. Reip. Pop. Sin. 55, 2 : 247, tab. 102, fig. 7—9; Pu FaTing, 1991, Acta Phytotax. Sin. 29, 6 : 544; Pu FaTing, 1993, in Wang WenTsai (ed.), Vasc. Pl. Hengduan Mts.: 1341; Sheh MengLan, 1997, in Fl. Yunnanica 7 : 576, tab. 183, fig. 1—4; Li Heng et al., 2000, Fl. Gaoligong Mts.: 805; Fu LiKuo et al. (eds.), 2001, High. Plants China 8 : 664, fig. 1069 (1—3). ≡ *Ligusticopsis oliveriana* (H. Boissieu) Lavrova, 1996, Mat. IX Moscow Conf. Phylog. Plant.: 78, comb. inval., sine basion. compl. — **syn. nov.**

Typus: China «Su-Tchuen oriental, district de Tchen-Keou-Tin. R. P. Farges, s. n.» (holo — P!).

=*Ligusticum daucoides* (Franch.) Franch. var. *souliei* H. Boissieu, 1903, Bull. Herb. Boissier, 2 ser. 3 : 845; Shan RenHwa, 1941, Sinensia 12 : 175.

Typus (syntypi): China «Ta-Tsien-Lou (principalité de Kialu). 1893. J.-A. Soulie, 96» (P!); «Setchuen, Ta-tsien-lou, 9000—13 500 feet. A. E. Pratt, 467» (P!).

=*Ligusticum franchetii* H. Boissieu, 1906, Bull. Soc. Bot. Fr. 53 : 432; Wu ZhengYi (ed.), 1984; Index Fl. Yunnan.1 : 915; Sheh MengLan, 1997, in Fl. Yunnanica 7 : 583, tab. 186, fig. 1—5 ≡ *Ligusticopsis franchetii* (H. Boissieu) Leute, 1969, Ann. Naturhist. Mus. Wien. 73 : 72, tab. 3, fig. 4. — **syn. nov.**

Typus: China «Thibet oriental: Tse Kou (Haut Mekong). 1893(5?). J.-A. Soulie, 1065» (holo — P!).

Distribution: China (Tibet: Xizang A. R.; Centr.: Hubei; SW: Sichuan, Guizhou, Yunnan).

«*Ligusticum franchetii*» treated and pictured in «Flora Reipublicae Popularis Sinicae» (Pu, 1992) is another plant, not described up to now and belonging to the genus *Hymenidium*.

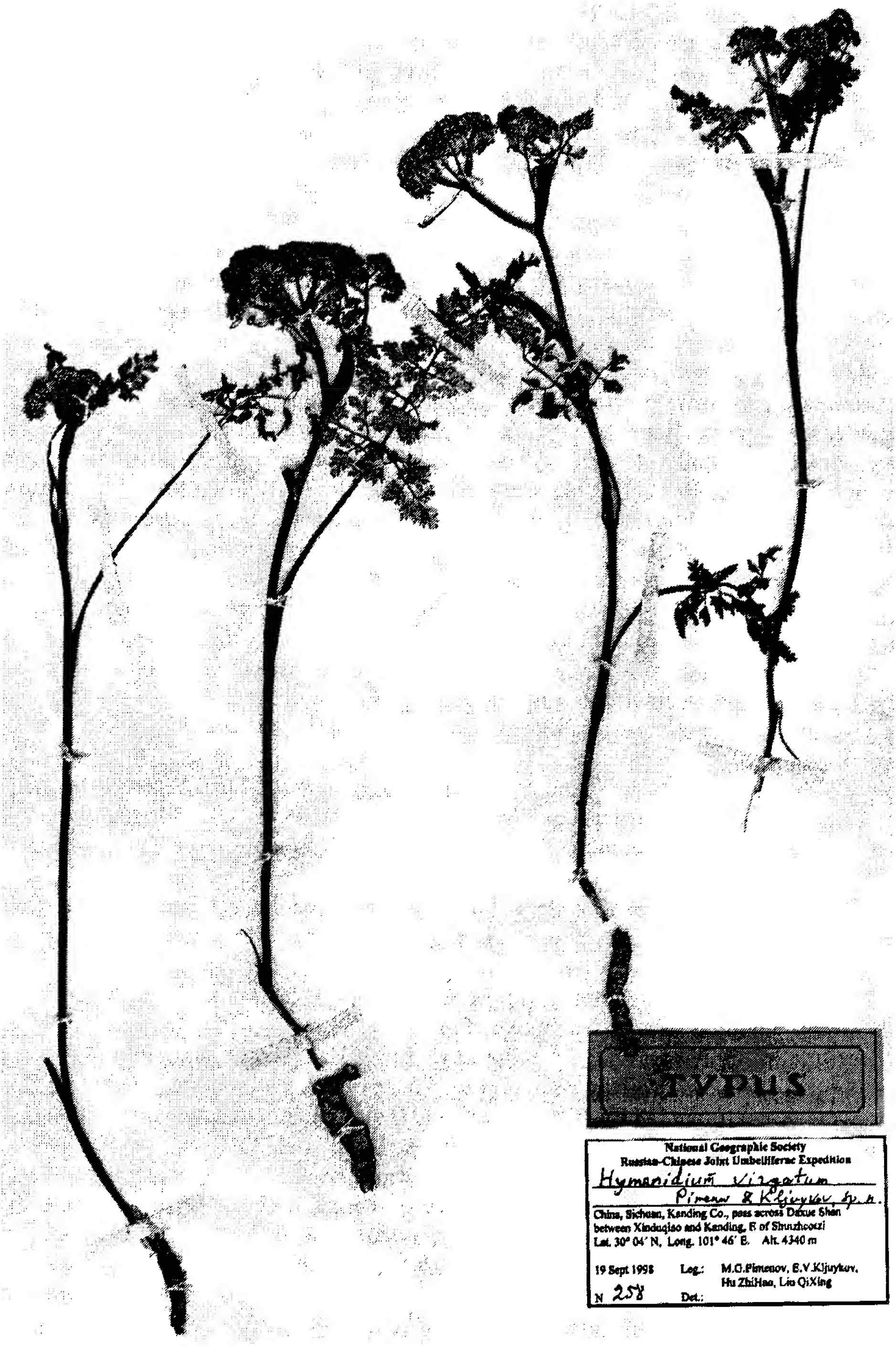
Hymenidium virgatum Pimenov et Kljuykov sp. nov. = *Ligusticum franchetii* auct. non H. Boissieu: Pu FaTing, 1991, Acta Phytotax. Sin. 29, 6 : 541, fig. 8; Pu FaTing et al., 1992, in Fl. Reip. Pop. Sin. 55, 3 : 250, tab. 111, fig. 1—5; Pu FaTing, 1993, in Wang WenTsai (ed.), Vasc. Pl. Hengduan Mts.: 1339.

Plantae perennes, polycarpicae, fere omnino glabri, 16—40 cm altae, radicis palaribus, pauciramosis, basi 0.8—1 cm in diametro. Cauli solitarii vel raro pauci (2—3), fistulosi, basi recti, tenui, 2—3 mm in diametro, rotundi, superne geniculati, striatelli, corymbiforme ramificanti, sub umbellis scabriduli, internodiis inferioribus elongatis, superioribus brevibus. Folia radicalia cito emorientes, longepetiolata, petiolis tenuibus, 3—4 cm longis, fistulosis, a latere adaxiali vix emarginatis, laminis 3—4 cm longis, 2—3.5 cm latis, ambitu rhombicis vel ovatis, 3—4-pinnatisectis, segmentis primariis cum petiolulis ad 1 cm longis, segmentis ultimis 1.5—3 mm longis, ad 0.3 mm latis, linearibus vel dissectis. Folia caulina inferiora longepetiolata, anguste vaginata; media laminis amplioribus, segments ultimis ad 2.5 mm longis, 0.6—0.7 mm latis; inferiora vaginis dilatatis, ambitu ovatis, obovatis vel lanceolatis, margine albomembranaceis, laminis diminutis, tripinnatis. Umbellae 3—6 cm in diametro, bracteis nullis vel 1—2, linearibus, herbaceis, integris vel dentatis, radiis 4—9, subaequilongis, 1.5—2 cm longis, costatis, scabridulis. Umbellulae bracteolis 8—12, plus minusve umbellulis aequalibus, integris, lineari-lanceolatis vel linearibus, herbaceis, margine albomembranaceis, venis centralis fusco-violaceis, radiolis 40—50, 2.5—5 mm longis, inaequalibus, angulatis. Calycis dentes triangulares, albidi. Petala purpurea, margine albida, 1.2—2 mm longa, ovata vel obovata, plana, canalibus secretoriis carentes, basi cuneata, diu fructifera persistentes. Fructus oblongo-ovales, lateraliter vix compressi, glabri. Stylopodia atro-violacea, plana; styli ad 1.1 mm longi, tenui, dorso reflexi. Carpophorum ad basin bifidum. Mericarpia 2.7—3 mm longa, 1—1.3 mm lata, ambitu oblonga, dorso vix compressa, jugis subaequalibus, brevialatis. Exocarpium cellulis quodammodo minutis, partim ab mesocarpio solvitur; commissura angusta. Mesocarpium e cellulis parenchymaticis. Vittae valleculares ternae, ad latere commissurali 6, jugales minutae, interdum inconspicuae. Endocarpium spermodermaque unistratosa, cellulis minutis. Endospermium ventre late et non profunde emarginatum.

Typus: China, Sichuan, Kanding Co., pass across Daxue Shan between Xinduqiao and Kanding, E of Shuizheotzi. Lat. 30°04′N. Long. 101°46′E. Alt. 4340 m. 19.09.1998. M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov, Hu ZhiHao, Liu QiXing, 258 (MW, iso — LE). — Figs. 2, 3.

Affinitas: Inter species ceteris *Hymenidii* haec species sat isolata est. Affinitas adhuc indistincta restat. Planta characteris nonnulis similibus cum generum *Sinolimprichtiae* et *Tongoloae* pollet.

Paratypi: China, Sichuan, Kanding Co., pass across Daxue Shan between Xinduqiao and Kanding, E of Shuizheotzi. Lat. 30°04′N. Long. 101°46′E. Alt. 4340 m. 21.09.1998. M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov, Hu ZhiHao, Liu QiXing, 293 (MW); China, Sichuan, between Yajiang and Litang, 90 km road station. Lat. 29°59′N. Long. 100°52′E. Alt. 4100 m. 23.09.1998. ejusd., 339 (MW); Sichuan, between Xinduqiao and Yajiang, pass near Gaul Temple. Lat. 30°03′N. Long. 101°23′E. Alt. 4450—4700 m. 22.09.1998. ejusd., 316 (MW); Sichuan, road from Litang to Xiangcheng, between Guannsan (valley of Litang he) and Mts. Souzhunshan. Lat. 29°31′N. Long. 100°16′E. Alt. 4800 m. 24.09.1998. ejusd., 391 (MW); Sichuan, Muli. 19.10.1982 N 284 (CDBI, sub *Ligusticum franchetii*); ibid., 3800 m. 26.10.1986. N 993 (CDBI, sub *Ligusticum franchetii*); Sichuan, Barkam, 3950 m. 01.09.1984. Pu, Yao, 2207 (NAS, sub *Sinolimprichtia alpina*); Sichuan, Wanchuan, 3800 m. 07.09.1984. ejusd., 278 (NAS, sub *Sinolimprichtia alpina* var. *dissecta*); Sichuan, Kanding. 22.09.1984. ejusd., 434 (NAS, sub *Sinolimprichtia alpina*); Sichuan, Litang, 4300. 20.09.1984. ejusd., 390 (NAS, sub *Sinolimprichtia alpina*); China, NW Sichuan, Southern Qionglai Shan, E of Chendu, Wolong. 30°56′N, 102°57′E. 4200 m. 25°NE-exp. lower alpine dwarf-thicket. 10.10.1994. G. et S. Miehe, U. Wündlisch, 94-573-18 (GOET).



TYPUS

National Geographic Society
Russian-Chinese Joint Umbelliferae Expedition
Hymenidium virgatum
Pimenov & Kljuykov, sp. n.
China, Sichuan, Kanding Co., pass across Daxue Shan
between Xinduqiao and Kanding, E of Shuzhcotzi
Lat. 30° 04′ N, Long. 101° 46′ E. Alt. 4340 m

19 Sept 1998 Leg.: M.G.Pimenov, E.V.Kljuykov,
Hu ZhiHao, Liu QiXing
N 258 Det.:

Fig. 2. *Hymenidium virgatum* Pimenov et Kljuykov, holotype (MW).

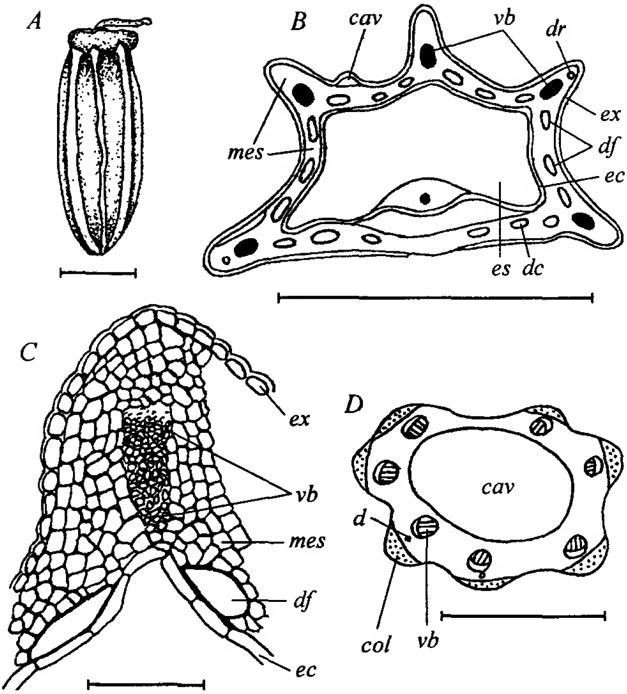


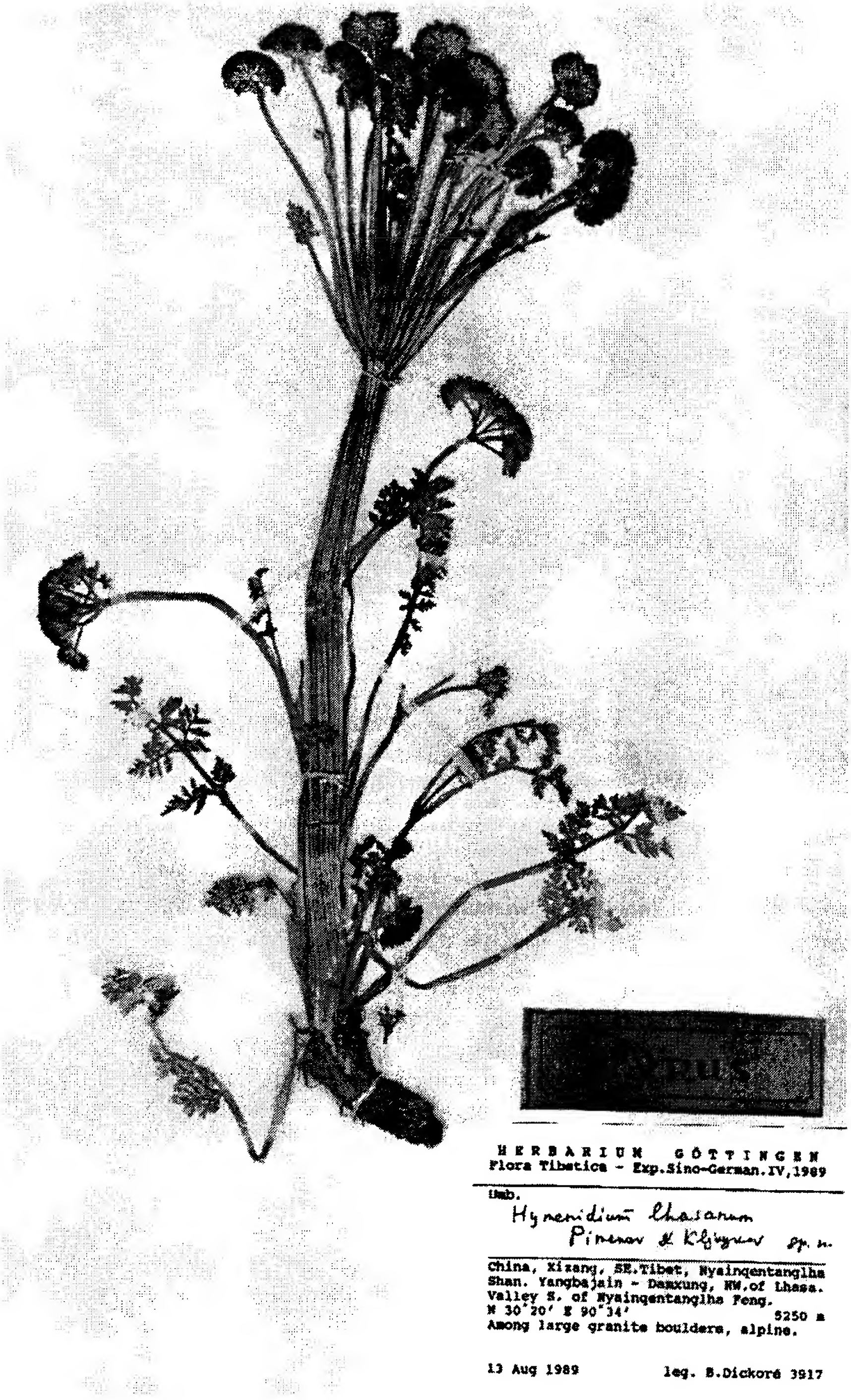
Fig. 3. *Hymenidium virgatum* Pimenov et Kljuykov.

A — dorsal view of mericarp, *B* — transection of mericarp, *C* — dorsal rib of mericarp, *D* — transection of petiole. *A*—*C* — type specimen; *D* — 391, Pimenov et al. (MW). *cav* — cavity, *col* — collenchyma, *d* — secretory ducts, *dc* — commissural secretory ducts, *df* — vallecular secretory ducts, *dr* — small secretory ducts in distal part of ribs, *ec* — endocarp, *es* — endosperm, *ex* — exocarp, *mes* — mesocarp, *vb* — vascular bundles. Scale bars: *A*, *B*, *D* — 1 mm; *C* — 0.1 mm.

Distribution: China (SW: Sichuan). Pu (1991) showed «*Ligusticum franchetii*» also for Yunnan.

Hymenidium lhasanum Pimenov et Kljuykov sp. nov. — Plantae perennes, videtur monocarpicae, fere omnino glabri, ad 30 cm altae, radicis palaribus, incrassatis, basi 1.5 cm in diametro. Cauli solitarii, crassi, fistulosi, ad 1 cm in diametro, striati, basi residuis fibrosis foliorum emortuorum tecti, inferne ramificanti, ramis brevibus. Folia radicalia rosulata et caulina inferiora numerosa, longepetiolata, petiolis 6—10 cm longis, fistulosis, dorso vix complanatis, laminis 4.5—5.5 cm longis, 2.5—3 cm latis, ambitu ovatis, bipinnatisectis, segmentis primariis cum petiolulis valde brevibus (subsessilibus), segmentis ultimis 5—6 mm longis et latis, ovatis vel lanceolatis, grandidentatis. Umbella terminalis magna, ad 16 cm in diametro, bracteis 5—6, foliaceis, longepetiolatis, laminis foliis similibus, sed deminutis; radiis 16—19, vix inaequilongis, 7.5—9 cm longis, glabris, costatis, tantum superne breve scabridulis. Umbellulae compactae, bracteolis 8—9, linearibus, subaequilongis, plus minusve umbellulis aequalibus, integris, margine anguste albomarginatis, radiolis 40—60, ad 4—5 mm longis, incrassatis, angulatis, costis albomembranaceis. Calycis dentes triangulares. Petala atrofusca, ambitu elliptica, 1.2—1.4 mm longa, plana, basi cuneata. Fructus (valde juveniles) stylopodiis atroviolaceis, planis, stylis 1.2—1.4 mm longis, dorso reflexis, vittis vallecularibus singulis-binis, ad latere commissurali 4—6.

Typus: China, Xizang, SE Tibet, Nyainqentanglha Shan. Yangbajain — Damxung, NW of Lhasa. Valley S of Nyainqentanglha Feng. N 30°20′, E 90°34′. 5250 m.



HERBARIUM GÖTTINGEN
Flora Tibetica - Exp.Sino-German.IV,1989

Umb.
Hymenidium lhasanum
Pimenov & Kljuykov sp. n.

China, Xizang, SE.Tibet, Nyainqentanglha Shan. Yangbajain - Damxung, NW.of Lhasa. Valley S. of Nyainqentanglha Feng.
N 30°20' E 90°34' 5250 m
Among large granite boulders, alpine.

13 Aug 1989 leg. B.Dickoré 3917

Fig. 4. *Hymenidium lhasanum* Pimenov et Kljuykov, holotype (MW).

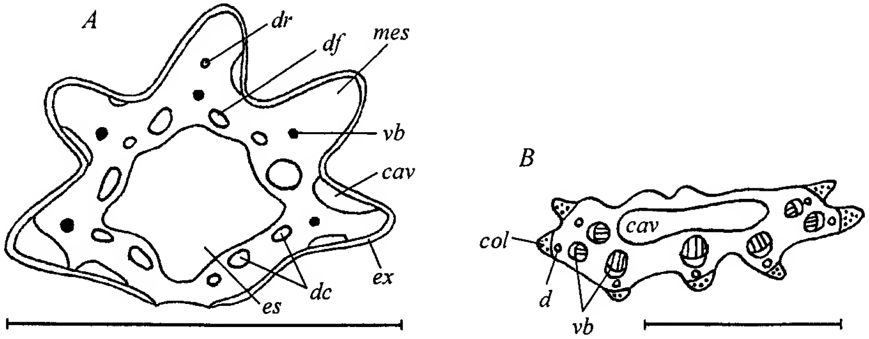


Fig. 5. *Hymenidium lhasanum* Pimenov et Kljuykov, holotype (MW).
A — transection of young mericarp, *B* — transection of petiole. For the abbreviations see caption of fig. 3. Scale bar: 1 mm.

Among large granite boulders, alpine. 13.08.1989. B. Dickoré, 3917 (MW, iso-GOET). — Figs. 4, 5.

Affinitas: Similitudo confinis inter species *Hymenidio* nulla est. A specie *H. szechenii*, qui plus minusve habitu similis, foliis plerumque rosulatis (non superne numerosis, subverticillatis), pedunculis longis, bracteolis linearibus, integris (non ovato-lanceolatis, dissectis), pedicellis costis albomembranaceis, dentibus calycinis brevibus (non nullis), stylopodiis planis (non breviter conicis), vittis commissuralibus mericarpiorum 4—6 (non binis) bene differt.

Hymenidium huzhihaoi Pimenov et Kljuykov sp. nov. — Plantae perennes, monocarpicae, subacaulescentes, 4—8 cm altae, radicis palaribus, collum basi residuis fibrosis foliorum emortuorum tectum, 3—5 mm in diametro. Folia omnia radicalia rosulata, petiolis brevibus, solidis, falciformibus, fere totis alatis, alis margine albomembranaceis, in vaginas triangularas elongatas gradatim abientibus, laminis 2—2.5 cm longis, 0.4—0.5 cm latis, ambitu lanceolatis, 2—3-pinnatisectis, segmentis primariis 4—5, subsessilibus, segmentis ultimis 2.5—3 mm longis, 0.5—0.6 mm latis, linearibus, acutis. Umbellae solitariae, subradicales, pedunculis valde abbreviatis, radiis 6—11, inaequilongis, frequenter elongatis, ad 7—11 cm longis, arcuatim curvatis, alato-costatis. Umbellulae compactae, 1.3—1.6 cm in diametro, bracteolis 5—9, plus minusve umbellulis aequalibus, basi cuneatis, margine late albomembranaceis, apice cum 3—10 dentibus linearibus, raro integris, radiolis 28—35, 2.5—3.5 mm longis, glabris, angulato-costatis. Calycis dentes obovato-triangulares, obtusi, stylopodio circiter aequales. Petala alba, 0.9—1.1 mm longa, obovata, apice breviter incurva, canalibus secretoriis parum conspicuis basi breviter unguiculatis. Fructus immaturi, obovati. Stylopodia atro-violacea, plana, centro impressa; styli ad 1 mm longi, dorso reflexi. Mericarpia 3—3.2 mm longa, 1.1—1.3 mm lata, ambitu ovata, jugis aliformibus, plicatis. Exocarpium cellulis membranis externis convexis, partim ab mesocarpio solvitur; commissura angusta. Mesocarpium e cellulis parenchymaticis. Vittae valleculares minutae, solitariae, ad latere commissurali 2. Endocarpium e cellulis tangentaliter vix elongatis. Spermoderma unistratosa, cellulis aliquatenus amplis. Endospermium probabiliter ventre planum.

Typus: China, Sichuan, Kanding Co., near Tongolo (Dongolou). Lat. 30°03′N, Long. 101°29′E, alt. 3700 m. 21.09.1998. M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov, Hu ZhiHao, Liu QiXing, 304 (MW, iso — LE). — Figs. 6, 7.

Paratypus: China, Sichuan, between Xinduqiao and Yajiang, pass near Gaul Temple. Lat. 30°03′N. Long. 101°23′E. Alt. 4450—4700 m. 22.09.1998. M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov, Hu ZhiHao, Liu QiXing, 314 (MW).

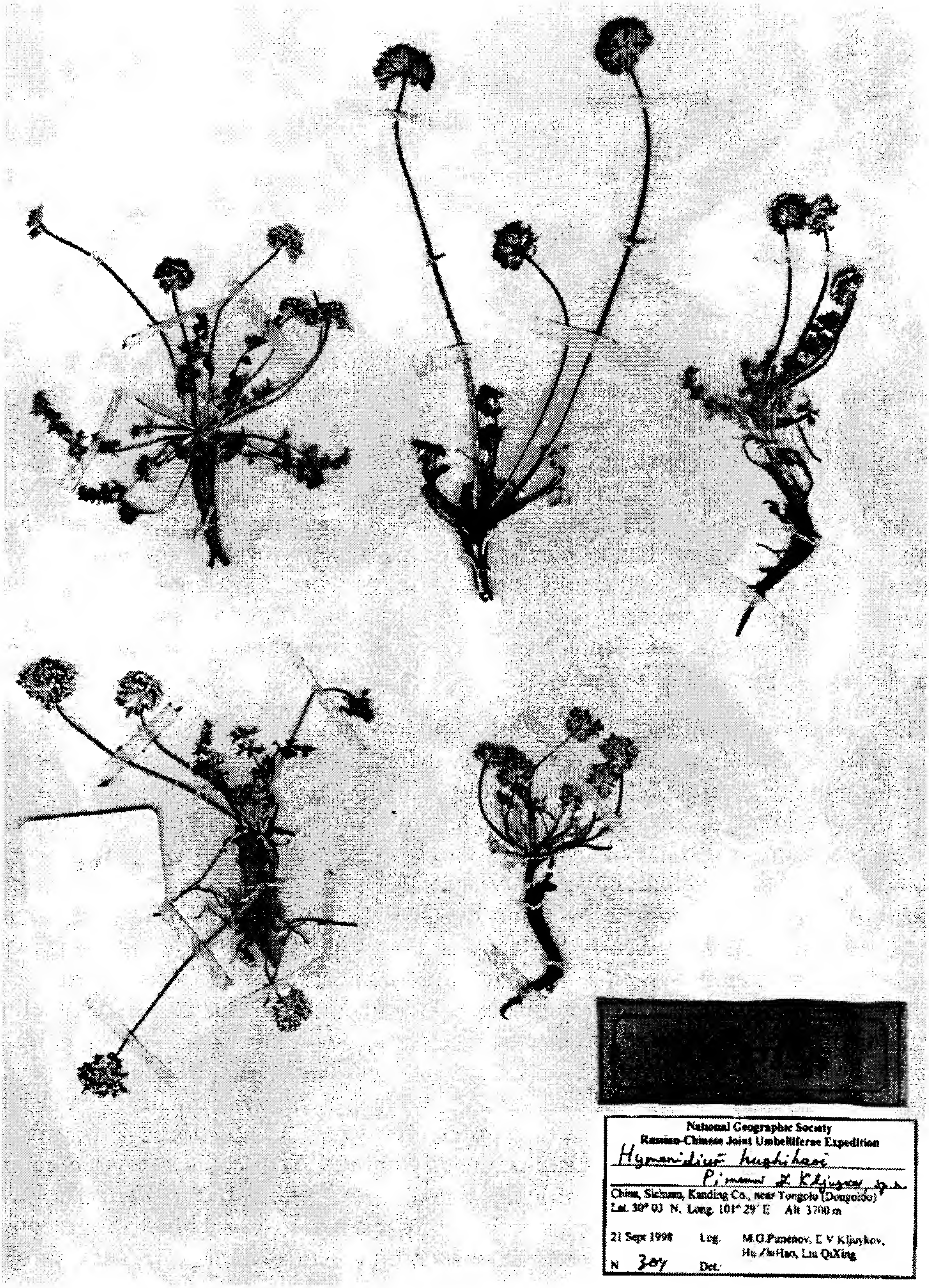

National Geographic Society
Russian-Chinese Joint Umbelliferae Expedition
Hymenidium huzhihaoi
Pimenov & Kljuykov sp. n.
China, Sichuan, Kanding Co., near Tongolo (Dongolo)
Lat. 30° 03' N, Long. 101° 29' E Alt. 3700 m
21 Sept 1998 Leg. M.G.Pimenov, E.V.Kljuykov, Hu ZhiHao, Liu QiXing
N 304 Det.

Fig. 6. *Hymenidium huzhihaoi* Pimenov et Kljuykov, holotype (MW).

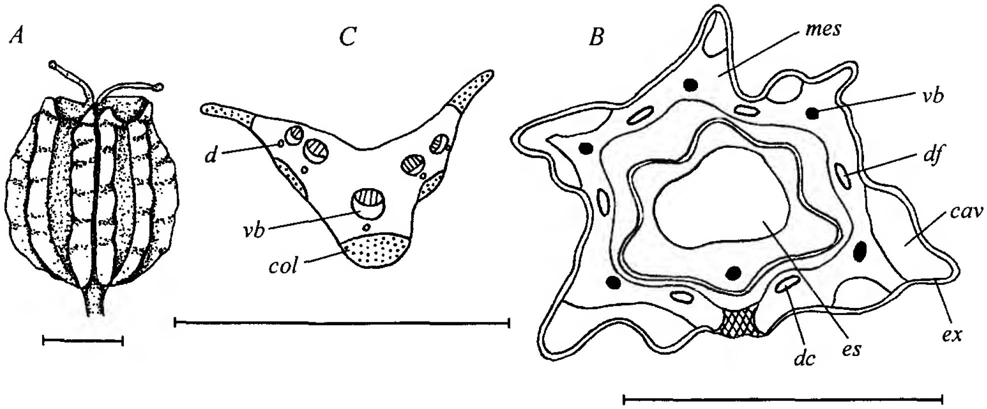


Fig. 7. *Hymenidium huzhihaoi* Pimenov et Kljuykov.
A — lateral view of fruit, *B* — transection of mericarp, *C* — transection of petiole. *A*, *B* — type specimen; *C* — 314, Pimenov et al. (MW). For the abbreviations see caption of fig. 3. Scale bar: 1 mm.

Affinitas: Ab *Hymenidio wilsonii*, qui maxime proxima est, caulibus valde abbreviatis, umbellis radiis longioribus, arcuatim curvatis (in *H. wilsonii* radii stricti, ad 2—2.5 cm longi), fructibus jugis plicatis differt.

Species in honorem professoris Universitatis Yunnanensis (Kunming) Hu Zhi-Hao, florae Yunnani investigatoris, quem hanc plantam primus invenit, nominatur.

Hymenidium mieheanum Pimenov et Kljuykov sp. nov. — Plantae perennes, fortasse polycarpicae, 10—40 cm altae, radicis palaribus, basi 0.9—1.3 cm in diametro, caudicis ramosis, ramis elongatis, residuis rigidis petiolorum foliorum emortuorum dense tectis. Cauli pauci (2—3), eramosi, fistulosi, basi sectione rotundi, ca. 3 mm in diametro, superne costati, sub umbellis valde breviter scabriduli. Folia radicalia glabra, rosulata, vaginis angustis, petiolis brevibus, solidis, sectione triangularibus, supra sulcatis, laminis 3.5—4.5 cm longis, 1.2—1.5 cm latis, ambitu ovato-lanceolatis, 3-pinnatisectis, segmentis primariis basalibus sessilibus, segmentis ultimis 4—6 mm longis, 0.8—1 mm latis, linearibus, acutis. Folia caulina pauca (1—2), vaginis dilatatis, lanceolatis, laminis diminutis, bipinnatisectis. Umbellae 4—6 cm in diametro, bracteis 4—5, elongatis vel lanceolatis, vulgo inaequalibus, papyraceis, venis 1—3, superne ramificantibus, apice mucronatis vel dentibus paucis, radiis 5—6, subaequilongis, ad 3.5 cm longis, angulato-costatis, scabridulis. Umbellulae bracteolis 6—9, plus minusve pedicellis aequalibus, bracteis similibus, radiolis 12—15, ca 5 mm longis, subaequalibus, fere glabris, angulatis. Calycis dentes lanceolato-lineares, acuti, stylopodiis subaequilongi. Petala alba, 1.2—2 mm longa, obovata vel elongata, apice lobulis inflexis angustis, canalibus secretoriis subinconspicuis, basi anguste unguiculata. Fructus ovati, lateraliter vix compressi, tuberculis minutissimis tecti. Stylopodia conica, inferne constricta; styli 1.5 mm longi, dorso reflexi. Carpophorum ad basin bifidum. Mericarpia 4.7—5 mm longa, 1.7— 2.5 mm lata, ambitu oblonga, jugis subaequalibus, alatis, tenuibus, margine denticulatis. Exocarpium cellulis quodammodo amplis, cellulis membranis externis incrassatis, convexis; commissura angusta. Mesocarpium e cellulis parenchymaticis, leptodermaticis, partim in juga destructis, fasciculis conductoriis tenuibus. Vittae valleculares solitariae-ternae, ad latere commissurali 4—6, jugales minutae, solitariae. Endocarpium unistratosum, cellulis minutis, tangentaliter elongatis. Spermoderma unistratosa, cellulis amplis. Endospermium ventre fere planum.

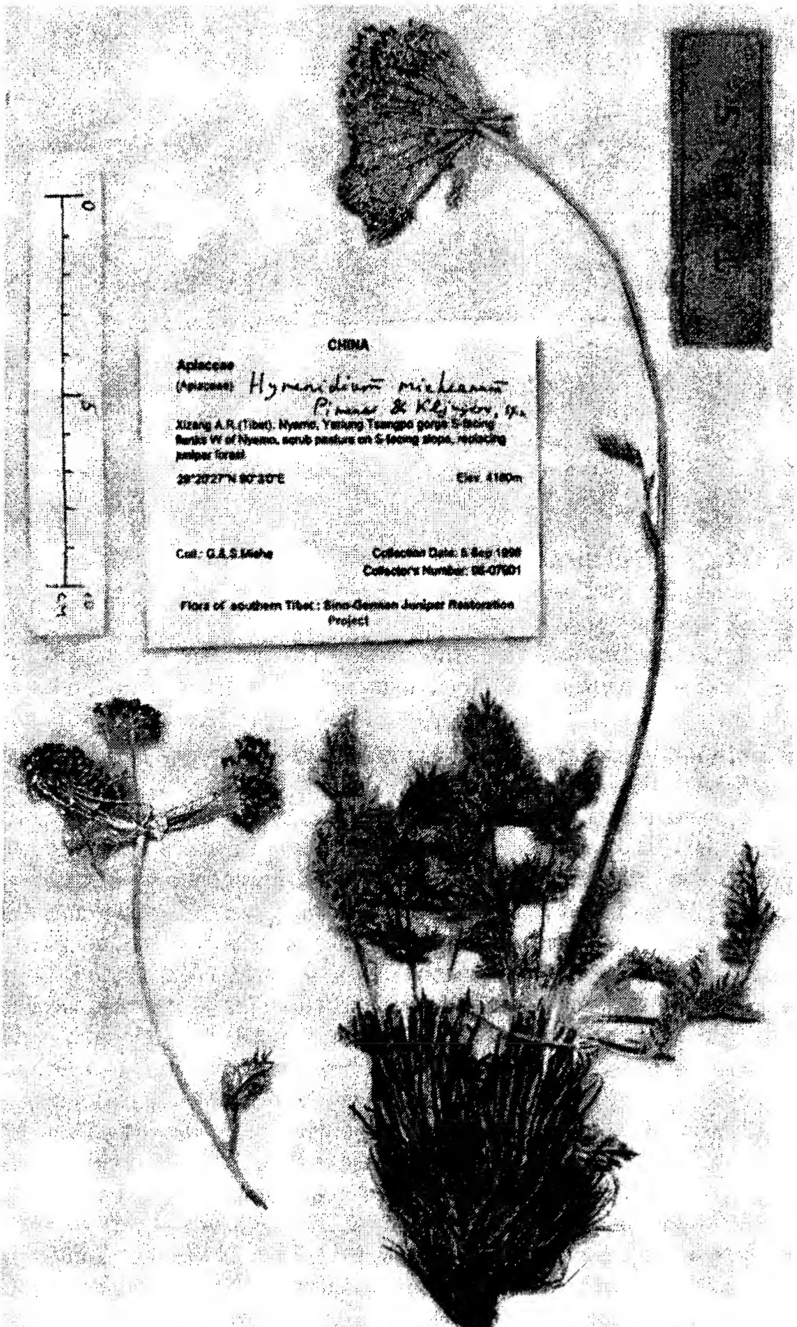

CHINA
Apiaceae
Hymenidium mieheanum Pimenov & Kljuykov
Xizang A.R. (Tibet). Nyemo, Yarlung Tsangpo gorge S-facing flanks W of Nyemo, scrub pasture on S-facing slope, replacing juniper forest.
Col.: G.&S.Miehe
Flora of southern Tibet : Sino-German Juniper Restoration Project

Fig. 8. *Hymenidium mieheanum* Pimenov et Kljuykov, holotype (GOET).

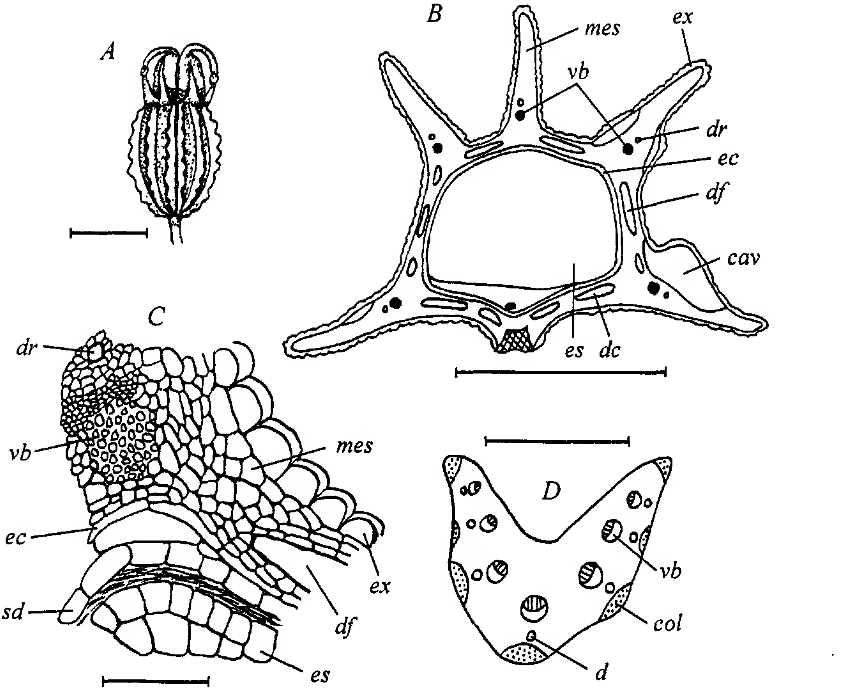


Fig. 9. *Hymenidium mieheanum* Pimenov et Kljuykov, holotype (GOET).
A — dorsal view of fruit, *B* — transection of mericarp, *C* — dorsal rib of mericarp, *D* — transection of petiole. For the abbreviations see caption of fig. 3. Scale bars: *A*, *B*, *D* — 1 mm; *C* — 0.1 mm. *sd* — spermoderma. For the abbreviations see captior of fig. 3.

Typus: China, Xizang A. R. (Tibet): Nyemo, Yarlung Tsangpo gorge: S-facing Flanks W of Nyemo, scrub pasture on S-facing slope, replacing juniper forest. 29°20'27''N, 90°3'0''E. Elev. 4180 m. 05.09.1998. G. & S. Miehe, 98-07901 (GOET). — Figs. 8, 9.

Paratypus: China, Xizang A. R. (Tibet); N side of Kampa La strongly grazed Artemisia-Lonicera dwarf-scrub on N-facing moraine slope. 29°13′16″, N 90°38′0″E. Elev. 4030 m. 21.08.1998. G. & S. Miehe, 98-04321 (GOET).

Affinitas: A speciebus ceteris *Hymenidii* caudicus ramificantis, residuis rigidis petiolorum foliorum emortuorum anni precedenti, dentibus calycinis lanceolato-linearibus, acutis, bracteis bracteolisque papyraceis bene differt.

Species ad honorem professoris clarissimis germanicis, regni vegetabili altimontani perissimi Georgii Miehei, quem hanc plantam aeque plantas numerosas Sino-Tibetico-Hymalaicas curiosas collegit, nominatur.

A new combination in *Hymenidium*

In our summary of *Hymenidium* species (Pimenov et Kljuykov, 2000b) *H. stellatum* was regarded *sensu lato*. During our trip to Indian states of Jammu & Kashmir and Himachal Pradesh we had, however, an opportunity to observe the species in nature. Our observations showed that there are two entities under this species s. l. They clearly differ, in particular, in their underground part structure. In some populations plants, being evidently polycarpics, have thin underground horizontal branching rhizoms, and in some others do not. The second is monocarpic. Together with other differences (number of umbella rays, dissection of bracteoles) this allows to distinguish in the region of Western Himalaya two low alpine *Hymenidium* species. One of them is *H. stellatum* s. str. (monocarpic plants without rhizoms, 10—22-rayed umbels, pinnatifid bracteoles), and the other (polycarpic with rhizoms, 2—5(6)-rayed umbels, entire bracteoles) was described under the name of *Hymenolaena lindleyana* Klotzsch (Klotzsch et Garcke, 1862). Later the species was regarded as *Pleurospermum stellatum* (D. Don) Benth ex C. B. Clarke var. *lindleyanum* (Klotzsch) C. B. Clarke (Clarke, 1879) or as *Pleurospermum lindleyanum* (Klotzsch) B. Fedtsch. The latter name is adopted in the modern treatment of the *Umbelliferae* of India (Mukherjee et Constance, 1993), but a combination in *Hymenidium* has never been proposed. P. K. Mukherjee et L. Constance (1993) showed the difference between two species in bracteoles (pinnatifid versus entire) and fruit ribs (triangular versus winged). The indication of the species for China (Fu et Ho, 1979) seems to be incorrect. The authors put the name of *Hymenolaena nana* Rupr. in synonymy of *Pleurospermum lindleyanum*, despite the difference in fruit secretory system and other characters. The plant pictured at Tab. 80 (figs. 1—4) is indisputable *Hymenidium nanum* (Rupr.) Pimenov et Kljuykov. Probably this mistake stems from Fedtschenko's conspectus (1915). So *Pleurospermum lindleyanum* must be excluded from Chinese flora. Regarding the species as the closest relative of *H. stellatum*, we would like to transfer it into *Hymenidium* too.

Hymenidium lindleyanum (Klotzsch) Pimenov et Kljuykov comb. nov. ≡ *Hymenolaena lindleyana* Klotzsch, 1862, in Klotzsch et Garcke, Bot. Ergebn. Reise Waldemar: 150, tab. 49. ≡ *Pleurospermum stellatum* (D. Don) Benth. ex C. B. Clarke var. *lindleyanum* (Klotzsch) C. B. Clarke, 1879, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 2 : 705; Chowdhery et Wadhwa, 1984, in Fl. Himachal Pradesh 1 : 325; Aswal et Mehrotra, 1994, Fl. Lahaul-Spiti: 292. ≡ *Pleurospermum lindleyanum* (Klotzsch) B. Fedtsch., 1915, Rastit. Turkest.: 604, quoad typo; Pamp., 1930, Fl. Caracorum: 163; Schmid, 1932, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 31 : 58; P. K. Mukh. et Constance, 1993, Umbell. (*Apiaceae*) India: 198.

Typus: India «Im Himalaya. W. Hoffmeister».

Distribution: India (W Himalaya: Jammu & Kashmir, Himachal Pradesh, Uttar Pradesh), Pakistan.

The species is not distributed in China. At the same time *H. stellatum*, described from Nepal, must be added to Chinese flora. We found a gathering, confirming its distribution in Southern Tibet among Miehe's herbarium: China, Xizang, SW Tibet, S. Xizang, Manasarowar Lakes, Hor (Togqen E of Mapam Yumco. 30°41′N, 81°46′E. 4800 m, seasonally wet terrace. 29.08.1993. G. et S. Miehe, 9594/13 (GOET). Nomenclature of the species can be found in Pimenov et Kljuykov (1991), with an exclusion of synonyms based on *Hymenolaena lindleyana*.

Acknowledgements

This investigation was supported by grants from the Russian Foundation for Fundamental Investigations (RFFI), the Programme «Universities of Russia» and of the National Geographic Society (USA). The curators of the following herbaria are gratefully asknowledged for the loan of specimens and study facilities to examine collections: CDBI, GOET, KUN, NAS, P, PE.

REFERENCES

Clarke C. B. Umbelliferae // Hooker J. D. Flora of British India. London. 1879. Vol. 2. P. 655—720.

Fedtschenko B. A. Rastitelnost Turkestana. Petrograd. 1915. 824 p. (in Russ.).

Fu KunTsun, Ho YenChi. Pleurospermum Hoffm. // Flora Reipulicae Popularis Sinicae. Beijing, 1979. Vol. 55. Pt 1. P. 133—184.

Klotzsch J. F., Garcke F. A. Die botanischen Ergebnisse der Reise Prinzen Waldemar von Preussen in den Jahren 1845 und 1846. Berlin, 1862. 164 S., 100 Tab.

Leute G.-H. Untersuchungen über den Verwandtschaftskreis der Gattung *Ligusticum*. I // Ann. Naturhist. Mus. Wien, 1969. Bd 73. S. 55—98.

Mukherjee P. K., Constance L. Umbelliferae (*Apiaceae*) of India. New Dehli et al., 1993. 279 p.

Pimenov M. G., Kljuykov E. V. Taxonomic revision of *Pleurospermum* Hoffm. and related genera of *Umbelliferae*. II. The genera *Pleurospermum*, *Pterocyclus*, *Trachydium*, *Keraymonia*, *Pseudotrachydium*, *Aulacospermum*, and *Hymenolaena* // Feddes Repert. 2000a. Bd 111. Hf. 7—8. S. 517—534.

Pimenov M. G., Kljuykov E. V. Taxonomic revision of *Pleurospermum* Hoffm. and related genera of *Umbelliferae*. III. The genera *Physospermopsis* and *Hymenidium* // Feddes Repert. 2000b. Bd 111. Hf. 7—8. S. 535—552.

Pimenov M. G., Kljuykov E. V., Leonov M. V. Taxonomic revision of *Pleurospermum* Hoffm. and related genera of *Umbelliferae*. I. General part // Feddes Repert. 2000. Bd 111. Hf. 7—8. S. 499—515.

Pu FaTing. A revision of the genus *Ligusticum* (*Umbelliferae*) in China // Acta Phytotax. Sin. 1991. Vol. 29. N 5. P. 385—393; N 6. P. 525—548 (in Chinese).

Pu FaTing. Umbelliferae // Wang W. T. (ed.). Heng duan shan qu wei guan zhi wu [Vascular plants of Hengduan Mountains]. Beijing, 1993. Vol. 1. P. 1276—1355.

Pu FaTing, Sheh MengLan, Liou ShouLu. Supplementum // Shan R. H., Sheh M. L. (ed.). Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beijing, 1992. Vol. 55. Pt 3. P. 225—255.

РЕЗЮМЕ

Из Китая описано 4 новых вида *Hymenidium*. *H. virgatum* неверно трактовался в китайской флористической литературе как «*Ligusticum franchetii*». Другие новые китайские виды описаны по собственным сборам из Сычуани и по гербарию китайско-немецких экспедиций в Сизан (Тибет). Полевые наблюдения в штате Джамму и Кашмир (Индия) позволили различать *H. stellatum* и *H. lindleyanum*; для последнего предложена новая номенклатурная комбинация в *Hymenidium*.

УДК 581.9 : 582.632.2 (571.6)

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 10

© Е. А. Беляев

НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ ДУБ — *QUERCUS WUTAISHANICA* (*FAGACEAE*) ИЗ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

E. A. BELJAEV. A NEW OAK SPECIES FOR THE FLORA OF RUSSIA, *QUERCUS WUTAISHANICA* (*FAGACEAE*) FROM PRIMORSKY TERRITORY

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159 Г
Тел. 311—133
Факс 310—193
E-mail: beljaev@ibss. dvo.ru

Поступила 15.09.2003
Окончательный вариант получен 12.04.2004

Приводятся данные о новом для флоры России виде *Quercus wutaishanica*, найденном на западе Приморского края. Сообщаются сведения по морфологии, экологии и фенологии вида в местах находок, в том числе о его проростке, которые поддерживают представления о *Quercus wutaishanica* как о самостоятельном виде, отличном от *Quercus mongolica*.

Ключевые слова: *Quercus wutaishanica*, новый вид, флора, Приморский край, Россия.

До недавнего времени на российском Дальнем Востоке было известно только 2 вида дуба — широко распространенный в Приморском крае, в Амурской обл. и в южной половине Хабаровского края *Quercus mongolica* Fisch. et Ledeb. (вклю-

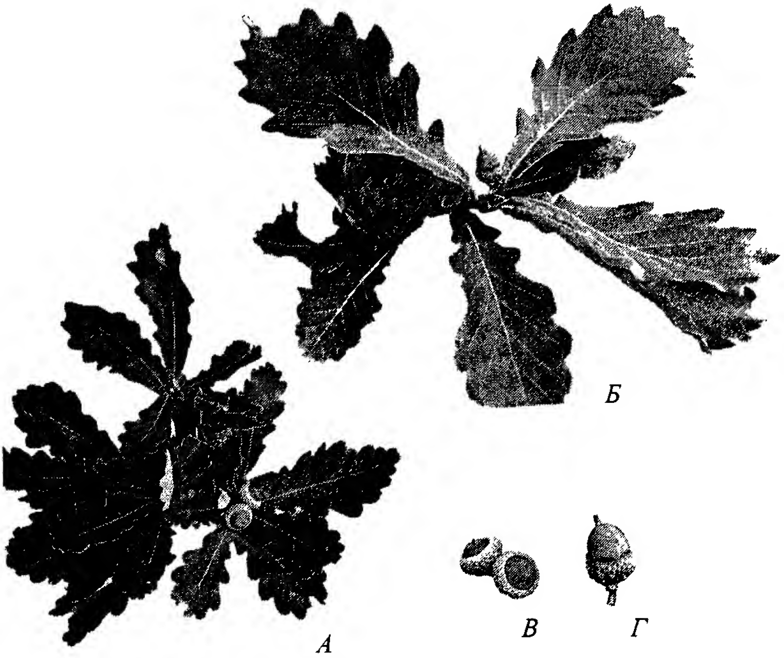


Рис. 1. Ветви с листьями и желуди *Quercus wutaishanica*.

А — ветвь с типичными листьями и незрелыми желудями, *Б* — ветвь из притененных условий с крупными листьями и зрелым желудем, *В* — незрелые желуди шаровидной формы, *Г* — зрелый желудь эллипсоидальной формы.

чая таксон с дискуссионным статусом и распространением — *Q. crispula* Blume) и произрастающий только в южных прибрежных районах Приморья и на о-ве Кунашир *Quercus dentata* Thunb. (Меницкий, 1984; Сосудистые, 1991; Добрынин, 2000). Недавно для крайнего юго-запада Приморского края приведен 3-й вид дубов — *Q. aliena* Blume, однако без подробного описания находки (Недолужко, 1995).

В ходе выполнения программы «Наземные членистоногие редких растительных сообществ Приморского края» в 2002—2003 гг. в западной части Приморского края была выявлена неизвестная ранее на Дальнем Востоке форма дуба, диагностические признаки которой соответствуют таковым у *Ouercus wutaishanica* Mayr, 1906 (= *Q. liaotungensis* Koidz., 1912) (Меницкий, 1984). Деревья *Q. wutaishanica* в выявленных популяциях характеризуются следующими признаками (рис. 1—5).

Листья очень изменчивы по форме и размерам, однако в среднем значительно мельче, чем у *Q. mongolica*. Длина листовой пластинки обычно 6—8 см (рис. 1, *А*, 2, *Б—Д*) (а не 12—25 см, что обычно для *Q. mongolica*); нередко имеются очень короткие листья длиной до 4 см (рис. 3, *В*). Более крупные листовые пластинки длиной до 12, редко до 14 см, обычно присутствуют только на нижних, притененных ветвях (рис. 2, *А*, *Е*, *Ж*). Черешки 0.2—0.9 см дл. Боковых жилок и лопастей обычно 6—9 пар (а не 8—12, как у *Q. mongolica*). Количество боковых жилок и лопастей слабо связано с длиной листовой пластинки.

По форме листовая пластинка обычно обратнояйцевидная, умеренно широкая в верхней половине, нередко почти эллиптическая; широко-обратнояйцевидная форма листа, сходная с таковой у *Q. mongolica*; обнаруживается только у наиболее крупных листьев на нижних сильно притененных ветвях (рис. 1, *Б*; 2, *Е*, *Ж*). Форма лопастей пластинки очень изменчива. Наиболее типичны листовые пластинки со

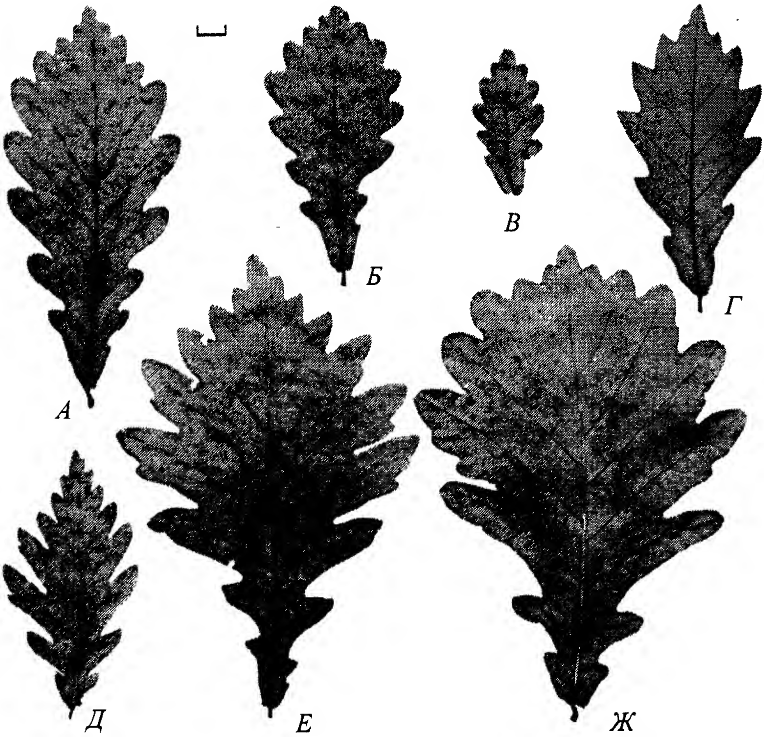


Рис. 2. Формы листовой пластинки *Quercus wutaishanica*.

А—Г — листовые пластинки с инсолируемых частей кроны (*А—В* — с притупленными лопастями, *Г* — с заостренными); *Д—Ж* — листовые пластинки различной степени рассеченности с притененных частей кроны. Масштабная линейка — 1 см.

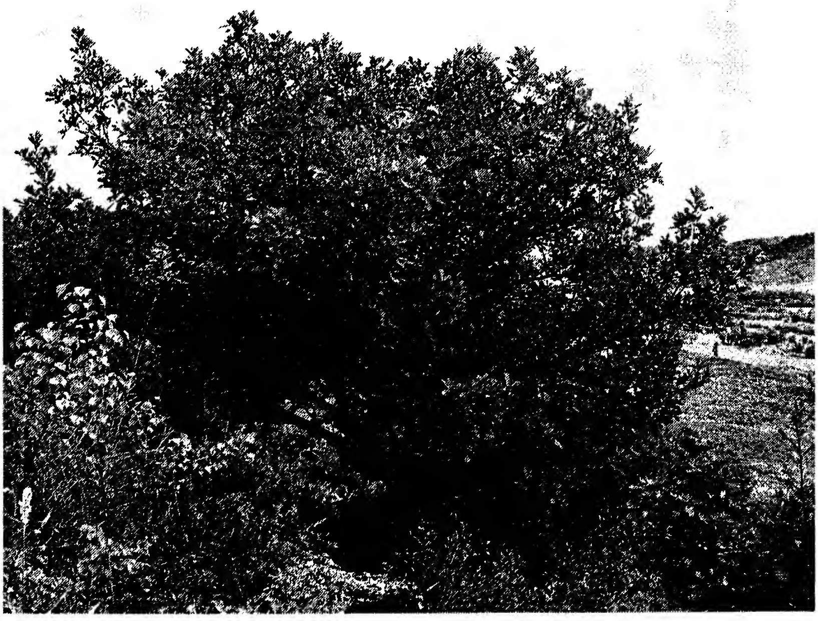


Рис. 3. Общий вид отдельно стоящего дерева *Quercus wutaishanica* в окр. пос. Николо-Львовск.

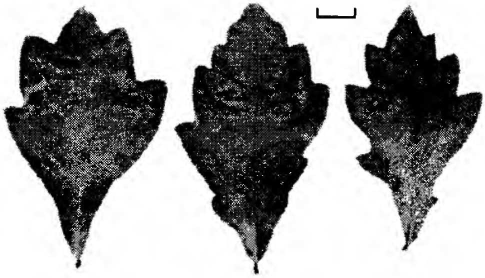


Рис. 4. Листья первой «мутовки» проростка *Quercus wutaishanica*.

Масштабная линейка — 1 см.

сравнительно короткими притупленными (чаще) или заостренными (реже) цельнокрайными лопастями, которые характерны для хорошо инсолируемых отдельно стоящих деревьев и поросли (рис. 1, *А*; 2, *А—Г*). Листья с заостренными лопастями могут находиться на одних ветках с листьями с притупленными лопастями. На притененных ветвях нередко имеются глубоко рассеченные листовые пластинки с длинными притупленными или заостренными лопастями, иногда имеющими по 1—2 дополнительных зубца (рис. 2, *Д—Ж*).

В целом листья *Q. wutaishanica* по общим очертаниям повторяют большинство форм изменчивости листьев *Q. mongolica*, за исключением наличия глубоко рассеченной формы листовой пластинки, которая не характерна для последнего вида. Тем не менее меньшее количество боковых жилок, обычно меньшая относительная ширина листовой пластинки и скорее лопастной, чем зубчатый ее край, создают характерный облик листьев *Q. wutaishanica*, позволяющий достаточно уверенно определять деревья этого вида в полевых условиях. Кроме того, мелкие размеры листьев придают кроне, особенно в ее верхней, хорошо освещенной части, «курчавый» внешний вид (рис. 3). По «курчавой» кроне деревья *Q. wutaishanica* уже издали отличаются от значительно более крупнолистых в верхней части кроны деревьев *Q. mongolica*.

Плюска как молодых, так и зрелых желудей, со слабовыпуклыми, уплощенными чешуйками, вследствие чего она выглядит почти гладкой (рис. 1, *В*, *Г*), тогда как у *Q. mongolica* плюска как молодых, так и зрелых желудей бугорчатая, с сильновыпуклыми чешуйками пирамидальной формы. Зрелый желудь чаще шарообразный, реже эллипсоидальный (в отличие от указания только эллипсоидальной формы желудя для *Q. wutaishanica* в работе Ю. Л. Меницкого, 1984), 0.7—1.3 см, чаще

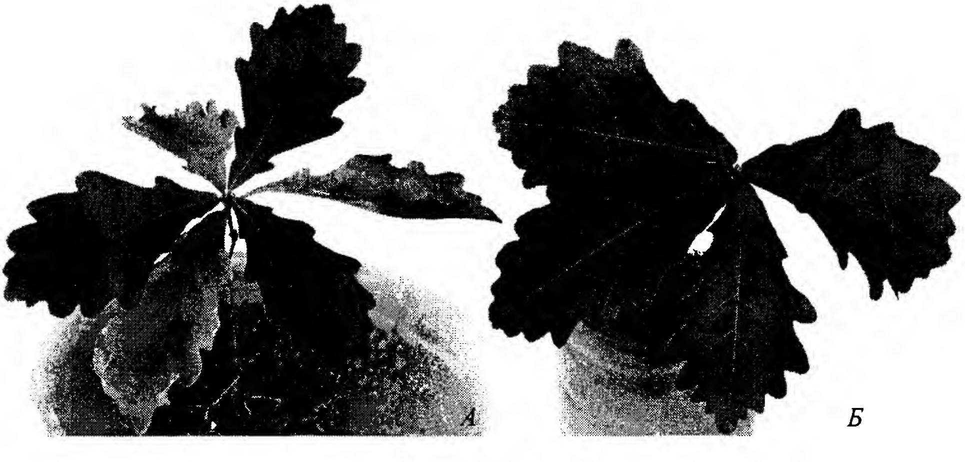


Рис. 5. Проростки дубов.

А — *Quercus wutaishanica*, 2-я и 3-я «мутовки» листьев; *Б* — *Q. mongolica*, 1-я «мутовка» листьев.

1.0—1.2 см в диам. (32 желудя из 45 всего измеренных), т. е. значительно мельче, чем обычный диаметр желудя *Q. mongolica*. По Меницкому (1984), диаметр желудя *Q. mongolica* составляет 1—1.5 см. По И. Ф. Удра (1972), средний диаметр желудя *Q. mongolica* в зависимости от формы варьирует от 1.3 до 2 см; кроме того, этим автором описаны 2 редкие мелкоплодные формы — со средним диаметром желудя 1.1 см при наличии 3—5 желудей на одной длинной плодоножке (у описываемого здесь дуба подобное плодоношение нами не наблюдалось) и с диаметром желудя до 1 см в реликтовых изолированных популяциях на севере Амурской обл. и в нижней части бассейна р. Амур. У всех описанных Удрой форм желудей *Q. mongolica*, независимо от их размеров, плюска явственно бугорчатая.

Угнетенные деревья *Q. mongolica*, обладающие типичными крупными желудями с бугорчатой плюской, но произрастающие на обрывистых склонах на камнях или в расщелинах скал по соседству с *Q. wutaishanica*, часто имеют мелкие листья, по средним размерам совпадающие с таковыми у последнего. Однако такие листья имеют обычно широко-обратнояйцевидную форму и характерное для вида количество боковых жилок и лопастей. Характер ветвления кроны *Q. wutaishanica*, цвет и строение коры на молодых и зрелых побегах, скелетных ветвях и стволе практически неотличимы от таковых у деревьев *Q. mongolica*, произрастающих в тех же условиях.

Сообщества с участием *Q. wutaishanica* были найдены в 3 местонахождениях: в Уссурийском р-не — в 5 км восточнее пос. Николо-Львовск и 2 км севернее пос. Монакино (в 2002 г.), и в Октябрьском р-не — в 18 км западнее пос. Покровка, в бассейне р. Орлихи (в 2003 г.) (рис. 6, *Б*). В перечисленных пунктах было найдено более сотни экземпляров *Q. wutaishanica*, как плодоносящих деревьев, так и молодой поросли, возможно, семенного происхождения. Выявленные местообитания *Q. wutaishanica* находятся на периодически выгорающих участках, вследствие чего все тонкоствольные растения сильно кустятся и экземпляры семенного возобновления трудноотличимы от пирогенной поросли.

Обследованные сообщества с участием *Q. wutaishanica* строго приурочены к наиболее инсолируемым выпуклым частям рельефа южной экспозиции. В окрестностях Николо-Львовска и в бассейне р. Орлихи этот дуб произрастает в верхней половине крутого каменистого склона и вдоль верхней кромки скалистого обрыва

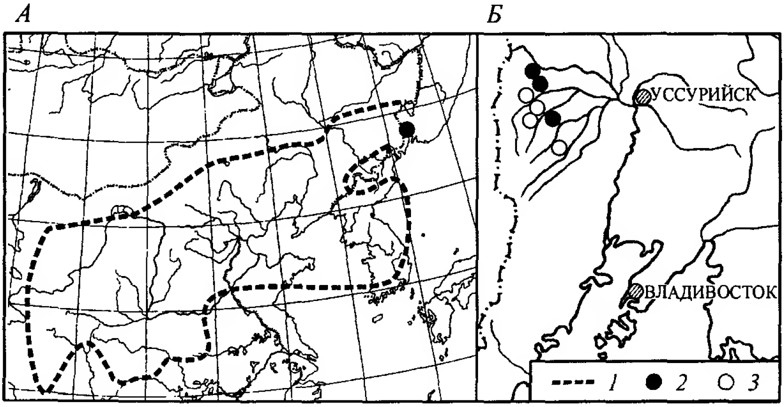


Рис. 6. Распространение *Quercus wutaishanica*.

А — очертание ареала *Q. wutaishanica* по Меницкому (1984) и Ying, Boufford (1998) (*1* — очертание ареала, *2* — новое местонахождение в Приморском крае); *Б* — местонахождения *Q. wutaishanica* в Приморском крае (*2* — выявленные местонахождения; *3* — соседние сходные местообитания, в которых *Q. wutaishanica* выявлен не был).

перед изломом, в сообществе *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. совместно с *Q. mongolica*, *Ulmus macrocarpa* Hance и *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd. Здесь *Q. wutaishanica* представлен одиночными взрослыми деревьями и небольшими группами (до 5—7 экз.), а также довольно многочисленной кустящейся порослью. Деревья *Q. wutaishanica* могут расти отдельно, рядом с одиночными деревьями *Q. mongolica* или на краю массивов последнего, но не были обнаружены внутри его сомкнутых древостоев. На каменных уступах и в расщелинах скал вдоль обрывов были выявлены только деревья *Q. mongolica* (преимущественно упомянутой выше мелколистной формы). В окрестностях Монакино обнаружена группа взрослых деревьев *Q. wutaishanica* на вершине и верхней части южного склона пологого увала, образующих совместно с *Q. mongolica* локальное редколесное насаждение среди сомкнутого массива дубово-черноберезового леса (*Q. mongolica*, *Betula davurica* Pall.).

Выявлены также различия в фенологии сравниваемых дубов. По наблюдениям 24 апреля 2003 г., в окрестностях Николо-Львовска на участке крутого склона южной экспозиции деревья *Q. wutaishanica* (определенные в предыдущем году по желудям) имели набухшие, но не раскрытые почки, тогда как соседние деревья *Q. mongolica*, находящиеся в идентичных условиях, имели раскрывшиеся почки с листочками до 1.5 см дл. Следует отметить, что в этот же день в той же местности деревья *Q. mongolica*, стоящие на горизонтальном плато выше кромки обрыва, имели состояние почек, идентичное таковому у *Q. wutaishanica* со склона. По наблюдениям там же 12 октября 2002 г., до 90 % листвы *Q. mongolica* было расцвечено в желто-коричневые тона, тогда как у *Q. wutaishanica* наблюдалось только начало расцвечивания, и некоторые деревья стояли полностью зеленые. Таким образом, весеннее облиствление и осеннее расцвечивание листвы у описываемой формы происходят на несколько дней позже, чем у *Q. mongolica*.

Распространение *Q. wutaishanica* в Приморском крае, очевидно, очень узкое. Он не был обнаружен в физиономически и флористически сходных местообитаниях (таких же сообществах абрикоса, обследованных в 2002—2003 гг.), расположенных всего в 5—10 км южнее и юго-западнее выявленных местообитаний этого дуба, выше по течению рек, стекающих с Борисовского плато (Уссурийский р-н, 20 км юго-западнее пос. Кроуновка, хр. Смерти; там же, 4 км южнее пос. Николо-Львовск, обрывы вдоль р. Казачки; там же, 7 км южнее пос. Николо-Львовск, падь Горелая; там же, 7 км западнее пос. Монакино, урочище «Буксир») (рис. 6, *Б*). Не обнаружен *Q. wutaishanica* в сообществах абрикоса в 3 км западнее пос. Барабаш-Левада (Пограничный р-н Приморского края, 2003 г.), и на нескольких специально обследованных южных каменистых склонах в различных местах Хасанского р-на (2003 г.).

Подавляющее большинство желудей *Q. wutaishanica* Mayr, собранных в 2002 г., было поражено личинками желудевого долгоносика неопределенного вида. Один неповрежденный желудь, переданный В. П. Верхолат (Биолого-почвенный институт (БПИ) ДВО РАН) осенью того же года был высажен в лаборатории в грунт, и весной 2003 г. дал нормальный проросток. Первые 3 листа первой «мутовки» проростка имели всего по 2—3 пары боковых жилок и узкое клиновидное основание листовой пластинки (рис. 4), что резко контрастирует с выращенными в тех же условиях проростками *Q. mongolica*, имеющими в первой «мутовке» 4 листа со значительно более многочисленными лопастями (рис. 5, *Б*). За 2003 г. проросток *Q. wutaishanica* дал еще 2 «мутовки» листьев, вторую — четырехлистную, с очень мелким дегенеративным первым листом «мутовки», и третью — трехлистную. Листья второй и третьей «мутовок» имели по 4—5 лопастей и сохранили клиновидное основание листовой пластинки (рис. 5, *А*).

Общее распространение *Q. wutaishanica* ограничено горами Северного Китая, Северо-Восточным Китаем на север до юга провинции Хэйлунцзян, и п-овом Корея (рис. 6, *А*). Ближайшие к России местонахождения вида указаны в истоках р. Муданьцзян (северо-восток провинции Гирин) (Меницкий, 1984) и у западной оконечности китайской части оз. Ханка (Ying, Boufford, 1998), т. е. примерно в 300 км западнее и в 300 км севернее вновь обнаруженного местонахождения. Таким образом, нет ничего необычного в обнаружении *Q. wutaishanica* в пределах России.

В Приморском крае *Q. wutaishanica*, вероятно, произрастает локальными группами только на северо-западе Уссурийского р-на и в Октябрьском р-не, среди господствующих здесь редколесий *Q. mongolica*. Не исключено его обнаружение в районе северо-западной оконечности российской части оз. Ханка, так как в Китае этот дуб приводится для сопредельной территории (Ying, Boufford, 1998). Выяснению распространения *Q. wutaishanica* в Приморском крае могут помочь отмеченные различия в фенологии сравниваемых видов. Так, в октябре 2002 г. во время почти полного расцвечивания массивов *Q. mongolica* в западной части Уссурийского р-на вдоль шоссе между поселками Николо-Львовск, Алексее-Никольск, Пуциловка и Монакино из окна автомобиля неоднократно наблюдались отдельные почти полностью зеленые дубы и их небольшие группы. Исследование одной из таких групп и привело к выявлению местообитания *Q. wutaishanica* в окрестностях Монакино. Однако следует отметить, что некоторые деревья *Q. mongolica* сохраняют листву зеленой до периода массового листопада и даже позже, поэтому длительное сохранение зеленой листвы на дубе не может служить руководством для различения сравниваемых видов.

В сводке «Flora of China» (Huang et al., 1999) *Q. wutaishanica* рассматривается в качестве младшего синонима *Q. mongolica* со ссылкой на то, что диагностические признаки первого таксона (мелкие листья и уплощенные кроющие листочки плюски) имеют клинальный переход к типичным признакам *Q. mongolica*. Действительно, сама по себе листовая пластинка сравниваемых видов на изученном нами материале не позволяет во всех случаях определенно судить о видовой принадлежности растения, хотя различия общего строения листьев у сравниваемых форм достаточно отчетливы, и в полевых исследованиях всегда подтверждались строением плюски (у плодущих экземпляров). Клинальный же переход признаков плюски между *Q. wutaishanica* и *Q. mongolica* нашими исследованиями выявлен не был. Не исключено, что указанный морфологический переход в строении плюски в Китае может быть объяснен гибридизацией двух генетически близких, возможно, сестринских таксонов. В пользу гибридного происхождения популяций дуба, морфологически «переходных» между «типичным» *Q. wutaishanica* (*Q. liaotungensis* авторов) и «типичным» *Q. mongolica*, могут быть истолкованы результаты исследования R. Yun с соавт. (1998). Ряд китайских ботаников придерживается трактовки *Q. mongolica* и *Q. wutaishanica* в качестве самостоятельных видов (Qian et al., 2003).

Основываясь на морфологических особенностях *Q. wutaishanica* в Приморском крае и принимая во внимание его отчетливую географическую и экологическую приуроченность, а также фенологические отличия от *Q. mongolica*, мы сохраняем видовой ранг *Q. wutaishanica*, во всяком случае до проведения более детальных исследований.

Гербарные образцы *Q. wutaishanica* из Николо-Львовска и Монакино хранятся в Гербариях Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения РАН (VLA) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность сотрудникам Биолого-почвенного института ДВО РАН В. П. Верхолат, П. В. Крестову и С. В. Осипову за участие в обсуждении описываемой находки и содействие в подготовке рукописи. Исследование поддержано грантом ДВО РАН (проект № 3-3-А-06-018).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Добрынин А. П. Дубовые леса российского Дальнего Востока (биология, география, происхождение) / Под ред. В. А. Недолужко. Тр. бот. садов ДВО РАН. Владивосток, 2000. Т. 3. 260 с.

Меницкий Ю. Л. Дубы Азии. Л., 1984. 316 с.

Недолужко В. А. Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока. Владивосток, 2000. 208 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. СПб., 1991. Т. 5. 390 с.

Удра И. Ф. О внутривидовой изменчивости монгольского дуба // Бюл. Главн. Бот. сада. 1972. Вып. 83. С. 42—45.

Huang Ch., Zhang Y., Bartholo B. Fagaceae Dumortier / Ed. by Z. Wu, P. H. Raven. Flora of China. Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. Vol. 4. 1999.

Qian H., Yuan X., Chou Y.-L. Forest vegetation of Northeast China / Ed. by J. Kolbek, M. Srutek, E. Box. Forest vegetation of Northeast Asia. Kluwer, Dordrecht, 2003. P. 181—230.

Ying T.-S., Boufford D. E. Phytogeography of the Qinling Mountains and a comparison with the flora and vegetation of Japan / Ed. by D. E. Boufford, H. Ohba. Sino-Japanese flora: its characteristics and diversification. 1998. The University Museum of the University of Tokyo. Bulletin N 3.

Yun R., Wang H.-X., Hu Z.-A. et al. Genetic differentiation of *Quercus mongolica* and *Q. liaotungensis* based on morphological observation, enzyme and DNA analysis // Acta Bot. Sin. 1998. Vol. 40. P. 1040—1046 (на кит. яз.).

SUMMARY

A native oak species new to the flora of Russia, *Quercus wutaishanica* Mayr, 1906 is reported from the southern Russian Far East. The species is found in 3 localities in the western Primorsky Territory, near Nikolo-L'vovsk, Monakino and Pokrovka villages, over one hundred in number. Data on morphology, ecology and phenology of the species in comparison with related species, *Q. mongolica*, are given.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57)

© А. А. Стрелков, Н. И. Стрельникова

ПАМЯТИ О. С. СТРЕЛКОВОЙ (1903—1995) И А. П. СОКОЛОВСКОЙ (1905—1995)

A. A. STRELKOV, N. I. STRELNIKOVA. IN MEMORIAM: O. S. STRELKOVA (1903—1995) AND A. P. SOKOLOVSKAYA (1905—1995)

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб. 7/9, биолого-почвенный факультет
E-mail: diatomspb@mail.ru

Поступила 15.04.2004

Приведены биографические сведения и библиографии работ О. С. Стрелковой и А. П. Соколовской.

Ключевые слова: кариология, географическое распространение полиплоидов, экстремальные условия, биография.

Имена Александры Павловны Соколовской и Ольги Степановны Стрелковой помещены вместе в заглавии статьи не случайно (рис. 1, 2). Начавшаяся в студенческие годы дружба и взаимная симпатия связала двух женщин-ботаников на всю жизнь не только в научной работе, но и в личной жизни. Этому в немалой степени способствовала удивительная атмосфера преданности науке и настоящего научного и человеческого братства, царившего в стенах Петергофского биологического института в предвоенные годы, благодаря его создателям профессорам университета Н. А. Бушу, К. М. Дерюгину и В. А. Догелю.

Значительная часть научной деятельности О. С. Стрелковой и А. П. Соколовской была посвящена совместной работе над проблемой полиплоидизации растений в экстремальных условиях. Эта тематика возникла как результат развития идей М. А. Розановой по систематике растений и теории видообразования. Материал собирался в экспедициях в различных областях СССР (рис. 3): в 1936 г. — на Памире, в 1937 г. — на Алтае, где работы велись на вьючных лошадях (рис. 4—6), в 1938 г. — на Кавказе, в 1939 г. — на о-ве Колгуев в Баренцевом море. Война прервала экспедиции. При рассмотрении географического распространения миграции разных видов растений в условиях севера и высокогорий в качестве одного из главных анализируемых признаков был взят кариотип. Работы Стрелковой О. С. и Соколовской А. П. были первыми исследованиями в этом направлении. Ими показано, что полиплоидизация эффективно помогает растениям приспосабливаться к суровым условиям жизни и для многих видов обеспечивает широкое географическое распространение.

Августовская сессия ВАСХНИЛ в 1948 г. прервала эту работу. А. П. Соколовская позднее смогла вернуться к прежней тематике, а О. С. Стрелкова целиком переключилась на педагогическую работу и решение ряда прикладных проблем. Ниже следуют краткие биографические очерки, сопровождаемые списками опубликованных работ.

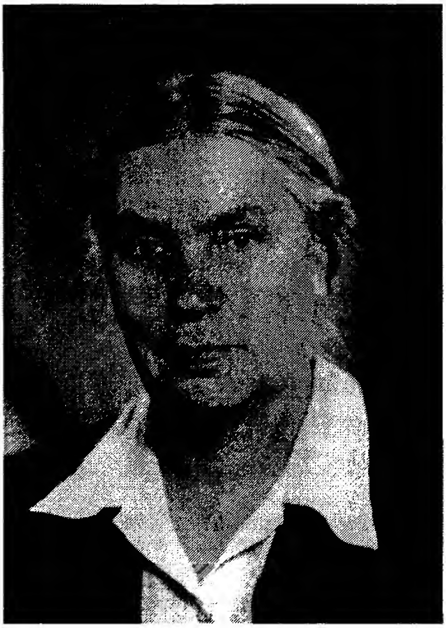


Рис. 1. О. С. Стрелкова.

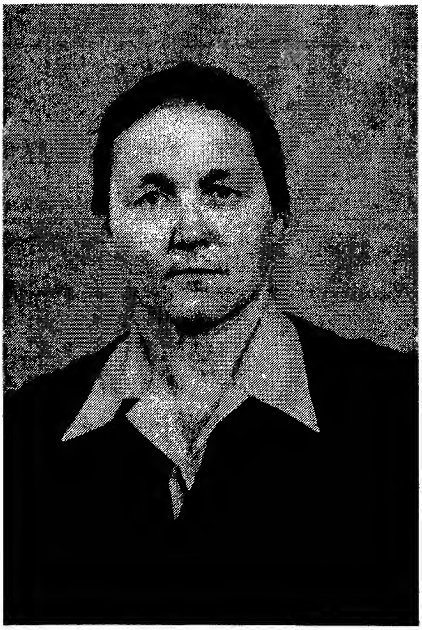


Рис. 2. А. П. Соколовская.

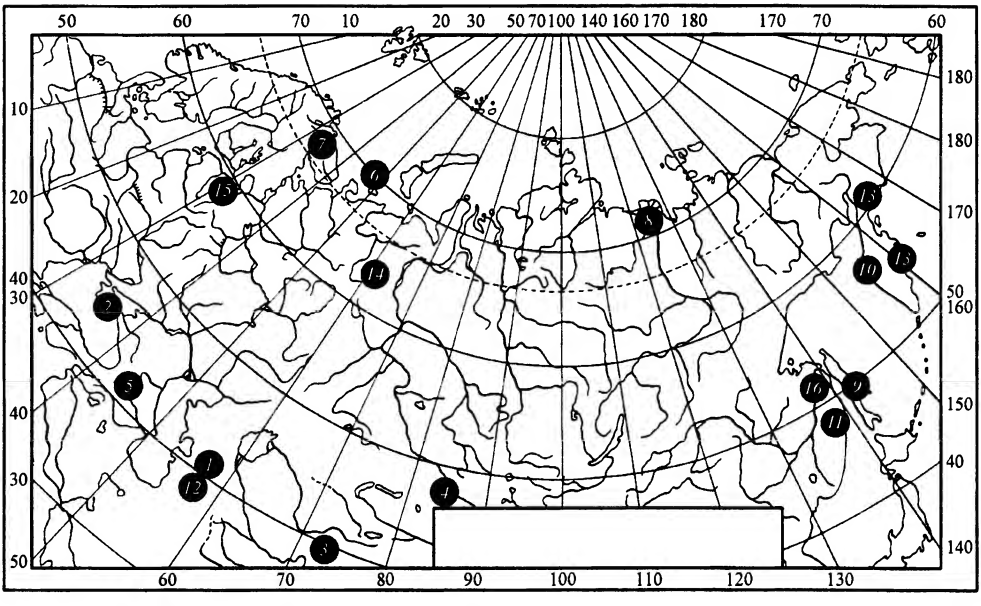


Рис. 3. Карта экспедиций, в которых участвовали А. П. Соколовская и О. С. Стрелкова.

1 — Репетекская песчаная станция, пустыня Кара-Кум (1931); *2* — Карадагская биологическая станция (1932); *3* — Памир, совместно с О. С. Стрелковой (1936); *4* — Алтай, совместно с О. С. Стрелковой (1937); *5* — Кавказ, совместно с О. С. Стрелковой (1938); *6* — о-в Колгуев, совместно с О. С. Стрелковой (1939); *7* — Хибины (1940); *8* — бухта Тикси (1948); *9* — о-в Сахалин (1957); *10* — Западная Камчатка (1959); *11* — Приморье, совместно с К. Степановой (1962); *12* — пустыня Кара-Кум (1964); *13* — Корякский хр. и Восточная Камчатка (1965); *14* — р. Печора (Коми ССР) (1969); *15* — Ленинградская обл. (1970); *16* — Нижний Амур, совместно с Н. С. Пробатовой (1981).

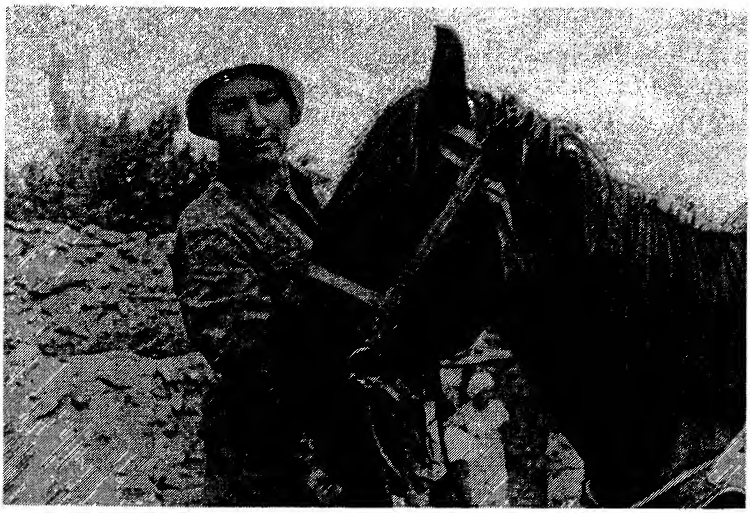


Рис. 4. А. П. Соколовская в экспедиции на Алтае.

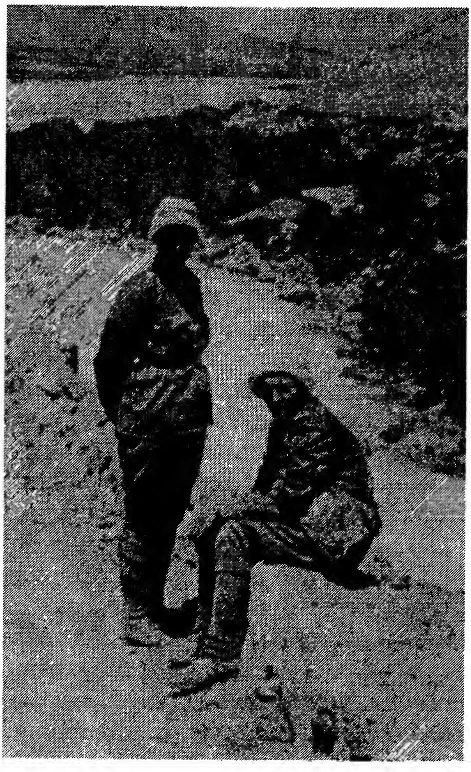


Рис. 5. А. П. Соколовская и О. С. Стрелкова на берегу р. Катунь.

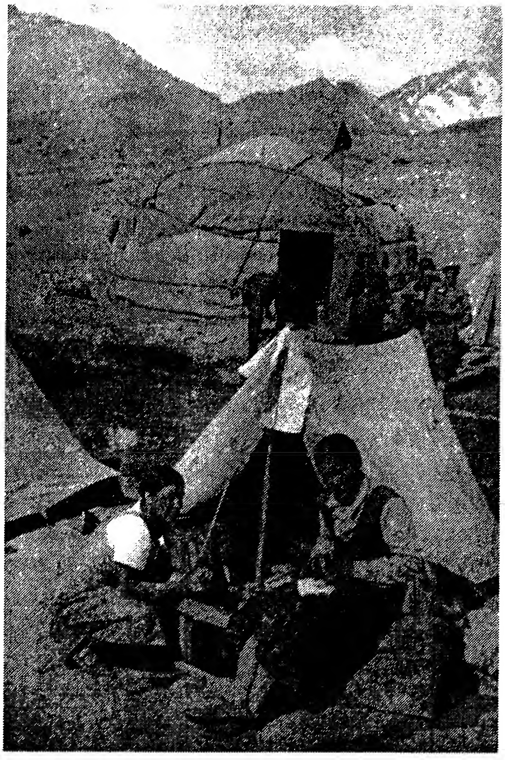


Рис. 6. У палатки.

Стрелкова Ольга Степановна родилась 31 мая (13 июня) 1903 г. в г. Ярославле. Детство и юность О. С. прошли в г. Рыбинске. Ее мать Екатерина Михайловна Пигина (1874—1953) была учительницей. Она руководила школой, где в течение двух лет дети готовились к поступлению в гимназию. Воспитание дочери целиком легло на плечи матери, так как отец, Степан Аксентьевич Чуков (1852—1919), будучи управляющим в торговой фирме Мельникова (торговля зерном и мукой), все свое время был вынужден посвящать работе.

О. С. окончила трудовую школу в г. Рыбинске в 1921 г., летом работала в детском саду, а осенью приехала в Петроград и поступила на подготовительное отделение Петроградского университета. Весной 1922 г. она была зачислена на естественное отделение физико-математического факультета, которое окончила в 1926 г. по специальности «ботаника».

В 1927—1930 гг. О. С. была аспиранткой Петергофского биологического института (кафедра систематики и географии растений), где работала под руководством Н. А. Буша. С 1929 по 1931 гг. она — младший научный сотрудник, с 1931 по 1941 г. — старший научный сотрудник Петергофского биологического института, с 1934 г. зачислена по совместительству ассистентом кафедры ботаники Педагогического института им. М. Н. Покровского, в который перешла на полную ставку с 1940 г. В 1938 г. ей присуждена ученая степень кандидата биологических наук без защиты диссертации, а в 1939 г. — звание доцента по кафедре ботаники Педагогического института им. М. Н. Покровского. С началом войны, осенью 1941 г., и в первую, самую тяжелую блокадную зиму, О. С. выезжала со студентами на оборонные работы и была начальником санзвена группы самозащиты при Институте им. М. Н. Покровского. С 1942 г. в связи с эвакуацией этого института О. С. перешла в Педагогический институт им. А. И. Герцена, где работал ее муж А. А. Стрелков, и была зачислена на должность ученого секретаря Совета института и доцента кафедры ботаники. Весной 1942 г. Институт им. А. И. Герцена был эвакуирован на Кавказ, в Кисловодск. Но в связи с наступлением немцев, чтобы не попасть в оккупацию, пришлось бежать на Урал в Кыштым, куда был переведен институт. Из Кисловодска люди уходили пешком, бросив все, затем переправлялись через Каспий в Красноводск и уже оттуда ехали поездом на Урал. В Кыштыме к О. С. и А. А. Стрелковым присоединились их дети с бабушками Е. М. Пигиной и М. М. Стрелковой. Два года на Урале преподавать приходилось без учебных пособий. Первая зима в Кыштыме была очень трудной, голодной, но на второй год семью поддерживал разведенный огород. Осенью 1944 г. Институт им. А. И. Герцена вернулся в Ленинград, и новый учебный год начался на старой базе в Ленинграде.

В 1948 г. после августовской сессии ВАСХНИЛ О. С. Стрелкова «как не обеспечившая мичуринского направления в научной и преподавательской работе» была уволена из института. После увольнения пришлось искать возможности приложения знаний и сил, так как без научной работы жизнь не мыслилась. Приходилось браться за любую работу. В 1949—1950 гг. О. С. работала старшим научным сотрудником Палеонтологической лаборатории в НИИГА (Ин-т геологии Арктики, ныне ВНИИОкеангеологии), занималась изучением споро-пыльцевых комплексов для определения возраста отложений и микоризой растений Арктики. О. С. после лысенковских времен не хотела возвращаться к исследованиям по полиплоидии, что объяснялось горечью после пережитого в 1948 г. увольнения. В 1950 г. она вернулась к преподавательской работе в должности доцента кафедры естествознания Областного учительского института. И наконец, в 1952 г. появилась возможность вернуться в Ленинградский педагогический институт им. М. Н. Покровского, где О. С. вела занятия на естественном и географическом факультетах, а также на есте-

Рис. 7. О. С. Стрелкова читает лекцию.

ственно-географическом факультете Областного учительского института. В 1957 г. в связи со слияниям Педагогического института им. М. Н. Покровского с Педагогическим институтом им. А. И. Герцена О. С. становится доцентом кафедры ботаники биологического факультета Педагогического института им. А. И. Герцена, где и проработала до выхода на пенсию в 1972 г. (рис. 7).

Последние 15 лет работы О. С. прошли в благоприятной дружеской атмосфере кафедры ботаники этого института. Кафедра работала со студентами нескольких факультетов. Кроме биологического, О. С. курировала работу на географическом факультете, на которых готовили учителей географии и биологии. Она много помогала молодым преподавателям, особенно начинающим. Активно занималась методическим оснащением учебного процесса, подготовкой гербария, таблиц, фотографий.

Педагогическая деятельность О. С. связана с чтением курсов по систематике растений, а в последние годы и по географии растений. Кроме этого, она проводила летние практики со студентами, вела экскурсии в парках Ленинграда и пригородах, в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, со студентами географического факультета работала по картированию сельскохозяйственных угодий Ленинградской обл., что позволяло агрономам колхозов и совхозов наиболее эффективно использовать земельные угодья и распределять с/х нагрузки. Ею разработаны и подготовлены пособия по ведению экскурсий для студентов и школьников в городских садах Ленинграда и опубликован совместно Т. Н. Гордеевой «Практический курс географии растений».

В научном наследии О. С. Стрелковой можно выделить 3 основных аспекта. Во-первых, научные интересы О. С. связаны с систематикой различных групп растений, во-вторых, изучение кариологии растений в экстремальных условиях (основная серия работ, выполненных совместно с А. П. Соколовской), и, в-третьих, последний период ее работы связан с преподаванием и прикладными аспектами ботаники.

О. С. вела активную общественную работу, была представителем месткома института в Областном профсоюзе высшей школы и научных работников. Ольгу Степановну отличала необычайная доброжелательность и душевная теплота, и это притягивало к ней людей разных поколений. В памяти коллег она остается как доброжелательный, внимательный и скромный человек. О. С. Стрелкова умерла 9 января 1995 г. и похоронена в г. С.-Петербурге на Богословском кладбище.

Соколовская Александра Павловна родилась 18 января (31 по новому стилю) 1905 г. в г. Вольмаре Лифляндской губернии (теперешний Валмиера, Латвия). Отец, Павел Игнатьевич Ференц-Соколовский (1865—1942), учитель русской словесности, надворный советник, в дальнейшем коллежский советник, наставник Вольмарской учительской семинарии. Мать, Александра Васильевна (в девичестве Юдина, 1873—1952), преподавала немецкий язык в гимназии, но в дальнейшем после замужества вела дом. В семье Соколовских было 5 детей: 4 сына и дочь Александра. Она в детстве росла болезненным малокровным ребенком, ее без конца пичкали лекарствами и кормили специально приготовленными шариками из сырого мяса и рыбьего жира (видимо, поэтому всю дальнейшую жизнь она не любила лечиться и отвергала лекарства).

В 1921 г. А. П. окончила трудовую школу 2-й ступени в г. Невеле, куда семья перебралась из-за Первой мировой войны. В 1916 г. два старших брата переезжают в Петроград для учебы. И вслед за братьями 16-летняя Шурочка в 1921 г. приезжает в Петроград. У нее 2 увлечения: музыка и естественные науки. Еще в Невеле А. П. берет уроки музыки у М. В. Юдиной (известной пианистки). В 1920-е годы Юдина также переехала в Петроград и преподавала в консерватории. А. П. продолжила у нее занятия, но параллельно ей хотелось освоить орган, и она начала заниматься игрой на органе. В период такого освоения она сломала орган и после этого побоялась появляться в консерватории. Оставался университет и естественные науки.

В 1921 г. А. П. занимается на подготовительном отделении Петроградского университета, а в 1922 г. поступает на биологическое отделение физико-математического факультета, который окончила в 1926 г. по специальности «ботаника». Вся ее дальнейшая жизнь связана с университетом. В 1927 г. А. П. была оставлена в качестве аспиранта при Петергофском биологическом институте (кафедра систематики и географии растений), где работала под руководством Н. А. Буша и М. А. Розановой. После окончания аспирантуры с 1930 по 1935 г. была ассистентом Н. А. Буша на той же кафедре. В 1935 г. по представлению Ученого совета ЛГУ ей была присуждена ученая степень кандидата биологических наук без защиты диссертации. В 1935—1941 гг. старшим научным сотрудником Лаборатории экспериментальной систематики растений в Петергофском биологическом институте ЛГУ, где работала под руководством заведующей лабораторией профессора М. А. Розановой. В этот же период вела занятия со студентами 2-го курса по экспериментальной систематике и морфологии растений, руководила занятиями по специальным темам студентов старших курсов. С 1938 по 1941 г. исполняла обязанности доцента по кафедре генетики растений.

Во время Великой Отечественной войны была эвакуирована с детьми в с. Некрасовское Ярославской обл. Здесь с 1941 по 1943 г. преподавала в Некрасовском зоотехникуме, вела курсы кормодобывания (ботаника, растениеводство, общее землеведение). В 1943 г. в связи с переездом в г. Молотов (ныне Пермь) была утверждена ассистентом кафедры ботаники эвакуированного в Молотов Ленинградского сельскохозяйственного института, где работала до 1944 г., когда Сельскохозяйственный институт вернулся в г. Ленинград. В феврале 1945 г. была восстановлена в должности ассистента кафедры морфологии и систематики растений Ленинградского государственного университета.

В 1948 г. после августовской сессии ВАСХНИЛ Соколовскую А. П. уволили из университета «как неспособную обеспечить воспитание студентов в соответствии с решением сессии Академии Сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина». Но в 1949 г., «учитывая преодоление ею допущенных ошибок и обещание исправить свои ошибки на работе», А. П. была восстановлена в должности ассистента кафедры морфологии и систематики растений. В 1954 г. она была переведена на должность доцента и утверждена в ученом звании доцента кафедры ботаники (рис. 8). На кафедре А. П. работала до июля 1974 г. — официального ухода на пенсию, но и, будучи на пенсии, еще не менее 10 лет ежедневно ходила на кафедру, где вела занятия и продолжала научную работу (до 1983 г. ее зачислили нештатным преподавателем биолого-почвенного факультета).

Научные исследования А. П. начала еще будучи студенткой 2-го курса, когда была командирована в 1923 г. в Кологривский учлесхоз Костромской губернии для геоботанических исследований типов лесов. В последующие годы научные интересы связаны с вопросами систематики, экспериментальной экологии растений, естественной селекции кормовых злаков, но основным направлением стала проблема географического распространения полиплоидных растений. Эти исследования сопровождались многочисленными экспедициями. Исследования по экспериментальной экологии растений проводились в 1931 г. на базе Репетекской песчаной станции ВИР в пустыне Кара-Кум, в 1932 г. — на Карадагской биологической станции в Крыму. По проблеме географического распространения полиплоидов в 1936—1939 гг. были предприняты экспедиции в различные области СССР: Памир, Алтай, на Кавказ, о-в Колгуев. Война прервала экспедиции. Но после войны, начиная с 1946 г., А. П. активно изучает географическое распространение полиплоидов, осваивая север и Дальний Восток: 1946 — Хибины, 1948 — бухта Тикси (72° с. ш.), 1957 — о-в Сахалин, 1959 — западное побережье Камчатки, 1962 — Приморье, 1964 — пустыня Кара-Кум, 1965 — Корякский хр. и восточное побережье Камчатки, 1969 — верховья р. Печоры (Республика Коми), 1970 — Ленинградская обл. Последняя экспедиция в 1981 г. на Нижний Амур была предпринята по предложению Н. С. Пробатовой и совместно с нею.

Активную научную работу А. П. сочетала с преподаванием. Она читала курсы «Высшие растения», «Низшие растения», ею разработаны и осуществлялись ори-

Рис. 8. А. П. Соколовская ведет практические занятия.

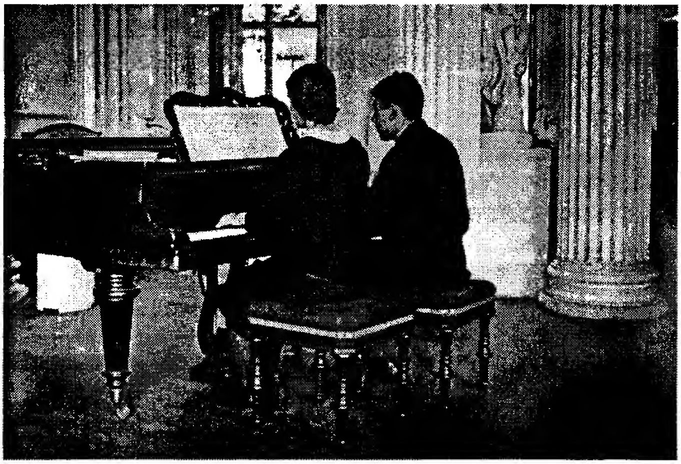


Рис. 9. Вечера в Петергофском биологическом институте (1926—1929 гг.). За роялем А. П. Соколовская и Д. М. Штенберг.

гинальные курсы «Кариосистематика», «Палинология» и «Цитологические методы в ботанике». А. П. руководила курсовыми и дипломными работами, проводила (в возрасте 70 лет) летнюю практику со студентами 1-го курса. Для нее были характерны энергия и одержимость в работе. На ее примере учились многие преподаватели. А. П. никогда не стояла в стороне от общественной жизни, принимала участие в профсоюзной работе, была ученым секретарем кафедры. Она любила музыку, сама хорошо играла на рояле и по ее инициативе иногда на кафедре проходили «музыкальные вечера» (рис. 9). А. П. Соколовская умерла 18 сентября 1995 г., похоронена на Большеохтинском кладбище С.-Петербурга.

В области кариологии и систематики растений А. П. Соколовская была общепризнанным специалистом как внутри страны, так и за рубежом, о чем свидетельствуют ее публикации. Огромный фактический материал, обработанный А. П. Соколовской, после 1983 г. был использован ее ученицей и ближайшим последователем Пробатовой Н. С., поэтому в публикациях последней А. П. Соколовская выступает как соавтор.

Список совместных работ А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой

1938. Явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая // Докл. АН СССР. Сер. биол. Т. 21. № 1/2. С. 68—71.

1939. Географическое распределение полиплоидов. Часть I. Исследование растительности Памира // Уч. зап. ЛГУ. № 35. (Тр. Петергофского биологического института. Т. 17). С. 42—64.

1940. Кариологические исследования высокогорной флоры Главного Кавказского хребта и проблема географического распространения полиплоидов // Докл. АН СССР. Т. 29. № 5—6. С. 413—416.

1941. Полиплоидия и кариологические расы в условиях Арктики. (Исследование флоры о-ва Колгуева) // Докл. АН СССР. Т. 32. № 2. С. 145—147.

1941. Географическое распределение полиплоидов. II. Исследования флоры Алтая // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 20. № 79. (Тр. Петергофского биол. ин-та. Т. 19). С. 3—28.

1941. Географическое распределение полиплоидов. II. Исследование флоры Альпийской области Центрального Кавказского хребта // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 20. № 79. (Тр. Петергоф. биол. ин-та. Т. 19). С. 29—54.

1948. Географическое распределение полиплоидов. Ч. II. Исследование флоры Алтая // Уч. зап. Педагогич. ин-та им. А. И. Герцена. Т. 66. Вып. 8. С. 179—193.

1948. Географическое распределение полиплоидов. Ч. III. Исследование флоры альпийской области Центрального Кавказского хребта // Уч. зап. Педагогич. ин-та. им. А. И. Герцена. Т. 66. Вып. 8. С. 195—216.

1960. Географическое распространение полиплоидных видов растений в Евразийской Арктике // Бот. журн. Т. 45. № 3. С. 369—381.

1962. О закономерностях географического распространения полиплоидных видов растений [Доклад на совещании по полиплоидии у растений. Июнь 1958] // Тр. МОИП. Т. 5. С. 83—89.

Список опубликованных работ О. С. Стрелковой

1928. К познанию видов *Juncus effusus* L. и *Juncus conglomeratus* L. // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. Т. 58. Вып. 1. С. 87—108.

1932. К экологии и систематике *Anthoxanthum odoratum* L. // Тр. Петергоф. биол. ин-та. № 8. С. 203—224.

Географическая изменчивость и внутривидовая дифференциация видов *Alopecurus pratensis* L. и *Alopecurus ventricosum* Pers. // Тр. Петергоф. биол. ин-та. № 16. С. 154—181.

1938. Кариосистематический очерк рода *Alopecurus* // Тр. Петергоф. биол. ин-та. № 16. С. 135—153.

Polyploidy and geographo-systematic groups in the genus *Alopecurus* L. // Cytologia. Vol. 8. N 3—4.

1954. Летняя полевая практика по ботанике. Пособие для педагогических институтов. Л.: Гос. уч.-педагогич. изд-во Мин. просвещ. РСФСР. 286 с. (Совместно с Т. Н. Гордеевой, С. Ф. Завалишиной, Б. К. Круберг, В. В. Письяуковой).

Микориза растений Арктики // Докл. АН СССР. Т. 97. № 2. С. 337—339. (Совместно с Б. А. Тихомировым).

1956. Микоризы растений тундры и лесотундры на Таймыре // Бот. журн. Т. 41. № 8. С. 1161—1168.

Растения городских садов и парков как объект школьных экскурсий // Уч. зап. Ленингр. гос. педагогич. ин-та им. А. И. Герцена. Т. 19. Вып. 5. С. 169—206. (Совместно с О. С. Полянской).

1957. Ботанические наблюдения в садах и парках. В помощь учителю. Л.: Учпедгиз. 141 с. (Совместно с О. С. Полянской).

1958. Луга Новоладожского района // Новоладожский район Ленинградской области (физико-географическая и экономико-географическая характеристика). Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена. Т. 180. Вып. 5. Ч. 1. С. 93—104.

Памяти Марии Александровны Розановой // Бот. журн. Т. 43. № 10. С. 1502—1509.

1959. К флоре сублиторали о-ва Шикотан (малая Курильская гряда) (Тр. Курило-Камчатской экспедиции, 2) // Исследования Дальневосточных морей СССР. Вып. 6. С. 141—146.

1961. Ботанические экскурсии со школьниками в городские сады и парки // Ботаника и школа. Л. С. 22—30. (Совместно с О. С. Полянской).

1964. Ботанические работы на комплексной практике студентов биолого-географического факультета // Тез. докл. Всесоюз. конф. по проведению полевых практик студентов на естественном и географическом факультетах педагогических институтов. Л. С. 106—109.

1966. Ботанические работы на комплексной физико-географической практике студентов биолого-географического факультета // Докл. межвуз. конф. по проведению полевых практик студентов на естественно-географических факультетах педагогических институтов (29 июля—4 августа 1964 г.) // Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена. Т. 313. С. 151—156.

1968. Практический курс географии растений. [Для естественных факультетов университетов и пед. институтов]. М.: Высш. шк. 335 с. (Совместно с Т. Н. Гордеевой).

1972. Методика полевых физико-географических исследований. [Уч. пособие]. М.: Высш. шк. 303 с. (Совместно с А. М. Архангельским, В. Г. Васильевым, Т. Н. Гордеевой, А. В. Гембель, В. Г. Камышевой-Елпатьевской. А. Я. Степановым, Л. П. Шубаевым).

1996. Об Александре Александровиче Стрелкове рассказывает его жена. Отечественные зоологи // Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб. Т. 226. С. 10—51.

Работы, в которых приведены результаты исследований О. С. Стрелковой без указания ее авторства

Очерки высшей водной растительности, подготовленные в 1931—1933 гг. (Северного края европейской части СССР, Средней Волги, Нижней Волги, Казахстана, Восточной и Западной Сибири, Дальнего Востока, Якутии, Центральных Черноземных областей, Крыма, Кавказа), вошли в сводные статьи по гидробиологии в следующих томах «Справочника по водным ресурсам СССР» (1932—1955).

1934. Т. II. Северный край / Под ред. Б. И. Скачкова. Изд-во Гос. гидрологич. ин-та и Центрального бюро Водного Кадастра. Л. 665 с. (Под общ. ред. В. Г. Глушкова).

1936. Т. III. Бассейн Верхней Волги и Оки / Под ред. Н. Г. Арнштама. Ред.-издат. отдел ЦУЕГМС. Л.; М. (Под общей редакцией Л. К. Давыдова).

1934. Т. V. Нижнее Поволжье / Под ред. Н. В. Симонова. Издание Гос. гидрографич. ин-та и Центрального бюро Водного Кадастра. Л. 681 с. (Под общ. ред. В. Г. Глушкова).

1934. Т. VI. Донской район / Под ред. Н. В. Симонова. Ред.-издат. отдел ЦУЕГМС. Л.; М. 495 с. (Под общ. ред. Л. К. Давыдова).

1940. Т. VII. Белорусская ССР и Верхнее Поднепровье / Под общ. ред. В. М. Родевича. Гидрометеорологич. изд-во. Л.; М. 874 с.

1954. Т. VIII. Украинская ССР / Под общ. ред. М. С. Каганер. Изд-во АН Украинской ССР. Киев. Ч. 1, 2. 458 с.

1954. Т. VIII. Украинская ССР / Под общ. ред. М. С. Каганер. Гидрометеорологич. изд-во. Л. Ч. 3. 560 с.

1936. Т. X. Северный Кавказ / Под общ. ред. Л. К. Давыдова. Гидрометеорологич. изд-во. Л.; М. 190 с.

1935. Т. XI. Закавказье / Под ред. В. И. Кавришвили, Н. В. Симонова. Ред.-издат. отдел ЦУЕГМС. Л. 938 с.

1933. Т. XIII. Северный Казахстан / Под общ. ред. Н. А. Копылова. Изд-во Гос. гидрологич. ин-та. Л. 271 с.

1936. Т. XVI. Лено-Енисейский р-н / Под ред. В. М. Родевича. Ред.-издат. отдел ЦУЕГМС. Л. Вып. 1. 891 с.

1936. Т. XVII. Лено-Индигирский р-н / Под ред. А. М. Рубина. Ред.-издат. отдел ЦУЕГМС. Л.; М. 367 с.

1935. Т. XVIII. Дальневосточный р-н. Ч. I, II / Под общ. ред. Л. К. Давыдова. Изд-во Гос. гидрологич. ин-та. Л. 22 с.

1939. Т. XVIII. Дальневосточный р-н / Под общ. ред. В. М. Родевича. Изд-во Гос. гидрологич. ин-та. Л. Ч. III. 545 с.

1960. Марченко А. И. К вопросу об использовании крупномасштабных почвенных карт в колхозах Ленинградской области // Сб. работ Центр. музея почвоведения им. В. В. Докучаева. Изд-во АН СССР. М.; Л. Вып. 3. С. 156—173.

Список опубликованных работ А. П. Соколовской

1927. Естественное возобновление *Abies sibirica* в Заповедном парке Ст. Петергофа и ее биологические особенности // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. Т. 57. Вып. 1. С. 83—94.

1929. Über die Schleimorgane der *Myriophyllum* Arten und ihre Überwinterungsweise als systematische Merkmale // Flora oder allgemaine bot. Zeitung. Neue Folge. Bd 24. S. 204—214.

1930. Значение микроморфологических признаков в систематике некоторых водных растений // Журн. Русск. бот. об-ва. Т. 15. № 1/2. С. 55—62.

1932. К систематике и кариологии рода *Callithriche* // Тр. Петергоф. естест.-науч. ин-та. Т. 8. С. 149—172.

К вопросу о влиянии солнечной радиации на температуру некоторых растений песчаной пустыни Кара-Кумы // Тр. Прикладн. бот. Сб. работ Репетекской станции. С. 209—229.

1933. Значение солнечной радиации, а также некоторых микроклиматических факторов в температурном режиме растений // Бот. журн. Т. 18. № 5. С. 331—352.

1937. Кариогеографическое исследование рода *Agrostis* L. // Бот. журн. Т. 22. № 5. С. 457—480.

Климатипы *Agrostis gigantea* Roth. // Бот. журн. Т. 22. № 5. С. 481—502.

1937. A caryo-geographical study of the genus *Agrostis* // Cytologia. Vol. 8. N 3—4. P. 452—467.

1955. Величина пыльцевых зерен и числа хромосом у некоторых арктических видов злаков // Бот. журн. Т. 40. № 6. С. 850—853.

Некоторые данные о морфологии пыльцы арктических видов злаков // Науч. бюл. ЛГУ. № 33. С. 44—49.

1957. Организация самостоятельной работы по курсу географии растений. Методические указания. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 22 с.

Сем. XLIX. Камнеломковые — *Saxifragaceae.* С. 117—121.

Сем. XXXIX. Кувшинковые — *Nymphaeaceae.* С. 126—129.

Сем. XL. Роголистниковые — *Ceratophyllaceae.* С. 130.

Флора Ленинградской области. Вып. II / Отв. ред. Б. К. Шишкин. Л. Изд-во ЛГУ.

1958. Пыльца растений Арктики. Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. III. М.; Л. С. 245—292.

Соотношение между числом хромосом и величиной пыльцевых зерен у арктических видов *Ranunculaceae* и *Saxifragaceae* // Бот. журн. Т. 43. № 8. С. 1146—1155.

1960. Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследования флоры о-ва Сахалина) // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 4. № 21. С. 42—58.

Числа хромосом у представителей сахалинского крупнотравья // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 2. № 9. С. 135—137.

1961. О систематическом положении родов *Sieversia* Willd. и *Neosieversia* F. Bolle. // Бот. журн. Т. 46. № 2. С. 234—236.

Сем. LVIII. Болотниковые — *Callitrichaceae.* С. 156—158.

Сем. LXIX. Повойничковые — *Elatinaceae.* С. 181—183.

Сем. LXXVI. Сланоягодниковые — *Haloragaceae.* С. 210—212.

Сем. LXXVII. Хвостиковые — *Hippuridaceae.* С. 212.

Флора Ленинградской области / Отв. ред. Б. К. Шишкин. Л. Изд-во ЛГУ. Вып. III. 267 с.

1962. Кариологическая дифференциация видов рода *Maianthemum* Web. на территории СССР // Вестн. Лен. ун-та. Вып. 3. Сер. биол. № 15. С. 133—138.

К вопросу о корреляции между числом хромосом и величиной пыльцевого зерна у видов диких злаков [Доклад на совещании по полиплоидии у растений. Июнь 1958] // Тр. МОИП. Т. 5. С. 80—82.

1963. Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследование флоры п-ова Камчатки) // Вест. Ленингр. ун-та. Вып. 3. Сер. биол. № 15. С. 38—52.

1964. О кариотипе *Barclaya longifolia* Wall. // Бот. журн. Т. 49. № 4. С. 585—586. (Совместно с А. П. Меликяном).

Biotaxonomical investigation of the flora of the Far-East of the USSR // Abstr. of 10th Intern. Bot. Congr. Edinburgh. P. 477.

1965. Вопросы географического распространения полиплоидных видов растений. Полиплоидия и селекция. [Тр. совещ. 14—18 января 1963 г]. М.; Л.: Наука. С. 105—109.

Сем. LXXXIV. Первоцветные — *Primulaceae.* С. 20—29.

Сем. LXXXVII. Горечавковые — *Gentianaceae.* С. 36—43.

Сем. LXXXVIII. Вахтовые — *Menyanthaceae.* С. 43.

Сем. LXXXIX. Вьюнковые — *Convolvulaceae.* С. 44—46.

Сем. XC. Павиликовые — *Cuscutaceae.* С. 46—48.

Сем. XCII. Бурачниковые — *Boraginaceae.* С. 50—65.

Сем. XCV. Норичниковые — *Scrophulariaceae.* С. 115—118.

Сем. CVII. Сложноцветные — *Compositae* (некоторые роды). С. 214—297.

Флора Ленинградской области. Вып. IV / Отв. ред. Б. К. Шишкин. Л.: Изд-во ЛГУ. 365 с.

1966. Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследование флоры Приморского края) // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 1. № 3. С. 92—106.

1967. О кариосистематических работах в Польше // Бот. журн. Т. 52. № 11. С. 1666—1669.

1968. Кариологические исследования флоры Коряцкой земли // Бот. журн. Т. 53. № 1. С. 99—105.

Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. // Бот. журн. Т. 53. № 12. С. 1737—1743. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1969. Соотношение между величиной пыльцевых зерен и числом хромосом у дальневосточных видов *Veratrum* L. // Бот. журн. Т. 54. № 4. С. 563—567.

1970. Кариологическое исследование флоры бассейна р. Усы (Коми АССР) // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 2. № 9. С. 106—114.

1971. Соотношение числа диплоидных и полиплоидных видов растений во флоре песчаной пустыни Каракумы // Вестн. Ленингр. ун-та. Вып. 21. Сер. биол. № 15. С. 51—59.

1972. Кариологическая характеристика представителей флоры Ленинградской области // Вестн. Ленингр. ун-та. Вып. 4. Сер. биол. № 21. С. 56—63.

1973. Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. // Бот. журн. Т. 58. № 1. С. 89—96. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Числа хромосом дальневосточных видов *Glyceria* R. Br. // Бот. журн. Т. 58. № 9. С. 1342—1347. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1974. Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Agrostis* L. // Бот. журн. Т. 59. № 9. С. 1278—1287. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1974. Числа хромосом некоторых видов *Alopecurus* L. флоры СССР // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 4. № 21. С. 62—67. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1975. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. I // Бот. журн. Т. 60. № 5. С. 667—678. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1976. К кариологической характеристике родов *Milium* L. и *Holcus* L. (*Poaceae*) // Бот. журн. Т. 61. № 7. С. 969—973. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1976. Хромосомные числа злаков Сахалина и Курильских островов // Бот. журн. Т. 61. № 3. С. 384—393. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1977. Кариологическое изучение злаков Кавказа // VII Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Новосибирск. С. 81—82. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

О наименьшем числе хромосом (2n = 4) у *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronov (*Poaceae*) // Бот. журн. Т. 62. № 2. С. 241—245. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Кариологическое исследование злаков (*Poaceae*) южной части советского Дальнего Востока // Бот. журн. Т. 62. № 8. С. 1143—1153. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

К кариологическому изучению рода Вейник — *Calamagrostis* Adams в СССР (*Poaceae*) // Бот. журн. Т. 62. № 9. С. 1252—1261. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1978. Кариотаксономические аспекты эволюции злаков в трибах *Aveneae* и *Poaceae* // Тез. докл. XIV Междунар. генетич. конф. (21—30 августа). М. С. 299. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Хромосомные числа и таксономия некоторых злаков Кавказа // Бот. журн. Т. 63. № 8. С. 1121—1131. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. II // Бот. журн. Т. 63. № 9. С. 1247—1257. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1979. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. III // Бот. журн. Т. 64. № 9. С. 1245—1257. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1980. К кариотаксономическому изучению злаков Горного Алтая // Бот. журн. Т. 65. № 4. С. 509—520. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Числа хромосом некоторых растений с песков Сарыкум (Дагестанская АССР) // Бот. журн. Т. 65. № 8. С. 1169—1172. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1981. Кариологические исследования флоры полуострова Камчатка // Тез. докл. 7-й сессии Дальневосточ. регионального науч. совета по проблеме АН СССР «Биол. основы рацион. использ., преобразов. и охраны растит. мира». Петропавловск-Камчатский. С. 112—113. (Совместно с Н. С. Пробатовой и Э. Г. Рудыка).

Кариологическое исследование сосудистых растений островов Дальневосточного государственного морского заповедника // Цветковые растения островов

Дальневосточного морского заповедника. Владивосток. С. 92—114. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Конспект хромосомных чисел *Poaceae* советского Дальнего Востока. I. Трибы *Ozyzaceae*, *Brachypodieae*, *Triticeae* // Бот. журн. Т. 67. № 1. С. 62—70. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Полиплоидия среди цветковых растений разных ландшафтов СССР // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. Т. 75. Вып. 3. 126 с.

Хромосомные числа некоторых видов водной и прибрежной флоры Приамурья в связи с особенностями ее формирования // Бот. журн. Т. 66. № 11. С. 1584—1594. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1983. Новые числа хромосом сосудистых растений с островов залива Петра Великого (Приморский край) // Бот. журн. Т. 68. № 12. С. 1655—1662. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Числа хромосом представителей сем. *Adoxaceae*, *Chloranthaceae*, *Cupressaceae*, *Juncaceae*, *Poaceae* // Бот. журн. Т. 68. № 12. С. 1683—1684. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1984. Галофильные растения морских побережий советского Дальнего Востока // Числа хромосом и экология. Комаровские чтения. Владивосток. Вып. 31. С. 89—116. (Совместно с В. П. Селедец, Н. С. Пробатовой).

Числа хромосом представителей семейств *Butomaceae*, *Papaveraceae* и *Poaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. Т. 69. № 3. С. 410—412. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Числа хромосом видов семейств *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Orchidaceae*, *Ranunculaceae*, *Vitaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. Т. 69. № 11. С. 1566—1568. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Числа хромосом представителей семейств *Alismataceae*, *Hydrocharitaceae*, *Hypericaceae*, *Juglandaceae*, *Poaceae*, *Potamogetonaceae*, *Ruppiaceae*, *Sparganiaceae*, *Zannicheilliaceae*, *Zosteraceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. Т. 69. № 12. С. 1700—1702. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Числа хромосом видов сем. *Asteraceae*, *Poaceae*, *Rosaceae* из Приморского края, Камчатки и Сахалина // Бот. журн. Т. 70. № 1. С. 126—128. (Совместно с Н. С. Пробатовой, Э. Г. Рудыка).

Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Камчатской области, Приамурья и Сахалина // Бот. журн. Т. 70. № 7. С. 997—999. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1986. К изучению чисел хромосом и распространения некоторых видов сем. *Lamiaceae* на Дальнем Востоке СССР // Бот. журн. Т. 71. № 2. С. 195—200. (Совместно с Н. С. Пробатовой, Э. Г. Рудыка).

Хромосомные числа и распространение антропофильных видов природной флоры Приморского края и Приамурья // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. Вып. 2. С. 57—63. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Хромосомные числа и распространение некоторых адвентивных и сорных видов растений в Приморском крае и на Сахалине // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. № 13. Вып. 2. С. 63—68. (Совместно с Н. С. Пробатовой, Э. Г. Рудыка).

Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asteraceae*, *Iridaceae*, *Poaceae*, *Primulaceae*, *Violaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. Т. 71. № 10. С. 1423—1425. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Числа хромосом сосудистых растений с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. Т. 71. № 11. С. 1572—1575. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Эколого-географическая характеристика и числа хромосом некоторых осоковых (*Cyperaceae*) советского Дальнего Востока // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. № 3. Вып. 2. С. 57—62. (Совместно с А. Е. Кожевниковым, Н. С. Пробатовой).

1987. Кариотаксономическое изучение гростофлоры советского Дальнего Востока // Тез. докл. V съезд Всесоюз. об-ва генет. и селекц. им. Н. И. Вавилова (Москва 24—28 нояб. 1987 г.). М. Т. 1. С. 226—227. (Совместно с Н. С. Пробатовой, Э. Г. Рудыка).

Таксономия, распространение и числа хромосом овсяниц (*Festuca* L., *Poaceae*) флоры СССР. I. Подроды *Drymanthele*, *Subulatae*, *Schedonorus*, *Xanthochloa*, *Leucopoa*, *Festuca* (секция *Variae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 92. Вып. 2. С. 88—95. (Совместно с Е. Б. Алексеевым, Н. С. Пробатовой).

Таксономия, распространение и числа хромосом овсяниц (*Festuca* L., *Gramineae*) флоры СССР. 2. Секция *Festuca*: *F. djimilensis—F. lenensis* // Бюл. МОИП Отд. биол. Т. 92. Вып. 5. С. 122—130. (Совместно с Е. Б. Алексеевым, Н. С. Пробатовой).

Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Приамурья, Северной Корякии и Сахалина // Бот. журн. Т. 73. № 2. С. 290—293. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1988. Кариологическое исследование сосудистых растений советского Дальнего Востока. Актуальные вопросы ботаники в СССР // Тез. докл. VIII Делегат. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука Каз. ССР. 1988. С. 43. (Совместно с Н. С. Пробатовой, Э. Г. Рудыка).

Таксономия, распространение и числа хромосом овсяниц (*Festuca* L., *Poaceae*) флоры СССР. 3. Секция *Festuca*: *F. tschujensis—F. beckeri* // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 93. Вып. 2. С. 90—99. (Совместно с Е. Б. Алексеевым, Н. С. Пробатовой).

Числа хромосом сосудистых растений из Приморья, Приамурья, Сахалина, Камчатки и Курильских островов // Бот. журн. Т. 74. № 1. С. 120—123. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1989. Первые итоги кариологического изучения синантропных видов растений на советском Дальнем Востоке. Матер. совещ. «Проблемы изучения адвентивной флоры СССР». М.: Наука. С. 11—13. (Совместно с Н. С. Пробатовой, Э. Г. Рудыка).

Таксономический обзор семейства *Fabaceae*, числа хромосом и распространение на советском Дальнем Востоке. Комаровские чтения. Владивосток: ДВО АН СССР. Вып. 36. С. 20—47. (Совместно с Н. С. Павловой, Н. С. Пробатовой).

Числа хромосом сосудистых растений из Приморья, Приамурья, Сахалина, Камчатки и Курильских островов // Бот. журн. Т. 74. № 1. С. 120—123. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Числа хромосом некоторых видов флоры советского Дальнего Востока из семейств *Actinidiaceae*, *Aristolochiaceae*, *Fabaceae*, *Ranunculaceae*, *Saxifragaceae* // Бот. журн. Т. 74. № 2. С. 268—271. (Совместно с Н. С. Пробатовой, Э. Г. Рудыка).

Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений о-ва Кунашир, Курильские острова // Бот. журн. Т. 74. № 11. С. 1675—1678. (Совместно с Н. С. Пробатовой, Э. Г. Рудыка).

Числа хромосом в систематике дальневосточных астровых // Тез. докл. 2-го совещ. по кариологии растений. Новосибирск. С. 85—87. (Совместно с В. Ю. Баркаловым, Н. С. Пробатовой).

1990. Таксономия, распространение и числа хромосом овсяниц (*Festuca* L., *Poaceae*), флоры СССР. 4. Секция *Festuca*: *F. ovina—F. filiformis* // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 95. Вып. 4. С. 71—78. (Совместно с Е. Б. Алексеевым, Н. С. Пробатовой).

Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asclepiadaceae*, *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae*, *Oleaceae*, *Onagraceae*, *Scrophula-*

riaceae, *Solanaceae*, *Urticaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. Т. 75. № 11. С. 1619—1622. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1991. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Дальнего Востока и других районов СССР // Бот. журн. Т. 76. № 8. С. 1174—1178. (Совместно с Н. С. Пробатовой, Э. Г. Рудыка).

1992. Первые данные по кариологии флоры Курильских островов. Тез. докл. 3-го совещ. по кариологии растений. СПб. С. 8—9. (Совместно с В. Ю. Баркаловым, Н. С. Пробатовой и Э. Г. Рудыка).

Состояние и задачи кариотаксономического изучения дальневосточной ламиофлоры (сем. *Lamiaceae*). Тез. докл. 3-го совещ. по кариологии растений. СПб. С. 41—42. (Совместно с Н. С. Пробатовой и Э. Г. Рудыка).

1995. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений российского Дальнего Востока // Бот. журн. Т. 80. № 3. С. 85—88. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

Annotated chromosom conspectus of the Russian Far East vascular plants [a book for 21-century] // Abstracts of XVIII Pacific Science Congress (Beijing, China, June 5—12, 1995). Beijing. P. 315. (Совместно с Н. С. Пробатовой).

1996. Числа хромосом видов рода *Hierochloë* (*Poaceae*) на Дальнем Востоке России // Бот. журн. Т. 81. № 4. С. 119—121. (Совместно с Н. С. Пробатовой и Э. Г. Рудыка).

Числа хромосом синантропных видов растений Дальнего Востока России // Бот. журн. Т. 81. № 5. С. 98—102. (Совместно с Н. С. Пробатовой и Э. Г. Рудыка).

1998. Числа хромосом сосудистых растений с островов залива Петра Великого и полуострова Муравьева-Амурского (Приморский край) // Бот. журн. Т. 83. № 5. С. 125—130. (Совместно с Н. С. Пробатовой и Э. Г. Рудыка).

2000. Числа хромосом видов растений из бассейна реки Раздольная (Суйфун) в Приморском крае // Бот. журн. Т. 85. № 1. С. 102—107. (Совместно с Н. С. Пробатовой и Э. Г. Рудыка).

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 10)

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

	Стр.
Ligusticopsis daucoides (Franch.) Pimenov et Kljuykov **comb. nov**	1654
Hymenidium virgatum Pimenov et Kljuykov **sp. nov**	1654
Hymenidium lhasanum Pimenov et Kljuykov **sp. nov**	1657
Hymenidium huzhihaoi Pimenov et Kljuykov **sp. nov**	1659
Hymenidium mieheanum Pimenov et Kljuykov **sp. nov**	1661
Hymenidium lindleyanum (Klotzsch) Pimenov et Kljuykov **comb. nov**	1664

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2004. VOL. 89. N 10)

Page

Vassilyev A. E., Koteyeva N. K. Comparative analysis of vascular system structure in nectaries and minor leaf veins. 1. «Apoplasmic» species 1537
Potemkin A. D., Matveyeva N. V. The liverworts (*Hepaticae*) of Bolshevik Island (Severnaya Zemlya Archipelago) 1554
Vasilevich V. I., Bibikova T. V. Wood sorrel spruce forests in European Russia 1573

COMMUNICATIONS

Genkal S. I., Bondarenko N. A. *Bacillariophyta* in plankton of mountain lakes of the Lena River basin. 1. *Centrophyceae* 1588
Yelizarova V. A. The rate of phytoplankton biomass losses in the photic layer of the Rybinsk Reservoir 1597
Malysheva N. V. The lichens of Pskov. 3. Peculiarities of lichen distribution in the town area 1606
Afonina O. M. Additions to the moss flora of Chelyuskin Cape (Taimyr Peninsula) . . . 1612
Dyachkova T. Yu., Lantratova A. S., Markovskaya N. V. The family *Orchidaceae* in the flora of Karelia 1616
Shaulo D. N., Artemov I. A. Additions to the flora of Tuva for the last 20 years (1984—2003) 1624
Shibneva I. V. *Liparis kumokiri* (*Orchidaceae*) in the Russian Far East 1633
Dorogina (Agafonova) O. V., Agafonova M. A. Identification of closely related species *Hedysarum theinum*, *H. neglectum* and *H. austrosibiricum* (*Fabaceae*) by seed storage globulins 1637

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Tzvelev N. N. On the genus *Polypodium* (*Polypodiaceae*) in the Eastern Europe and the Northern Asia 1646
Pimenov M. G., Kljuykov E. V. *Hymenidium* (*Umbelliferae*) in China and India: the new species, a new combination and some corrections 1652
Beljaev E. A. A new oak species for the flora of Russia, *Quercus wutaishanica* (*Fagaceae*) from Primorsky Territory 1665

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Strelkov A. A., Strelnikova N. I. In memoriam: O. S. Strelkova (1903—1995) and A. P. Sokolovskaya (1905—1995) 1673
Index of new plant names 1688

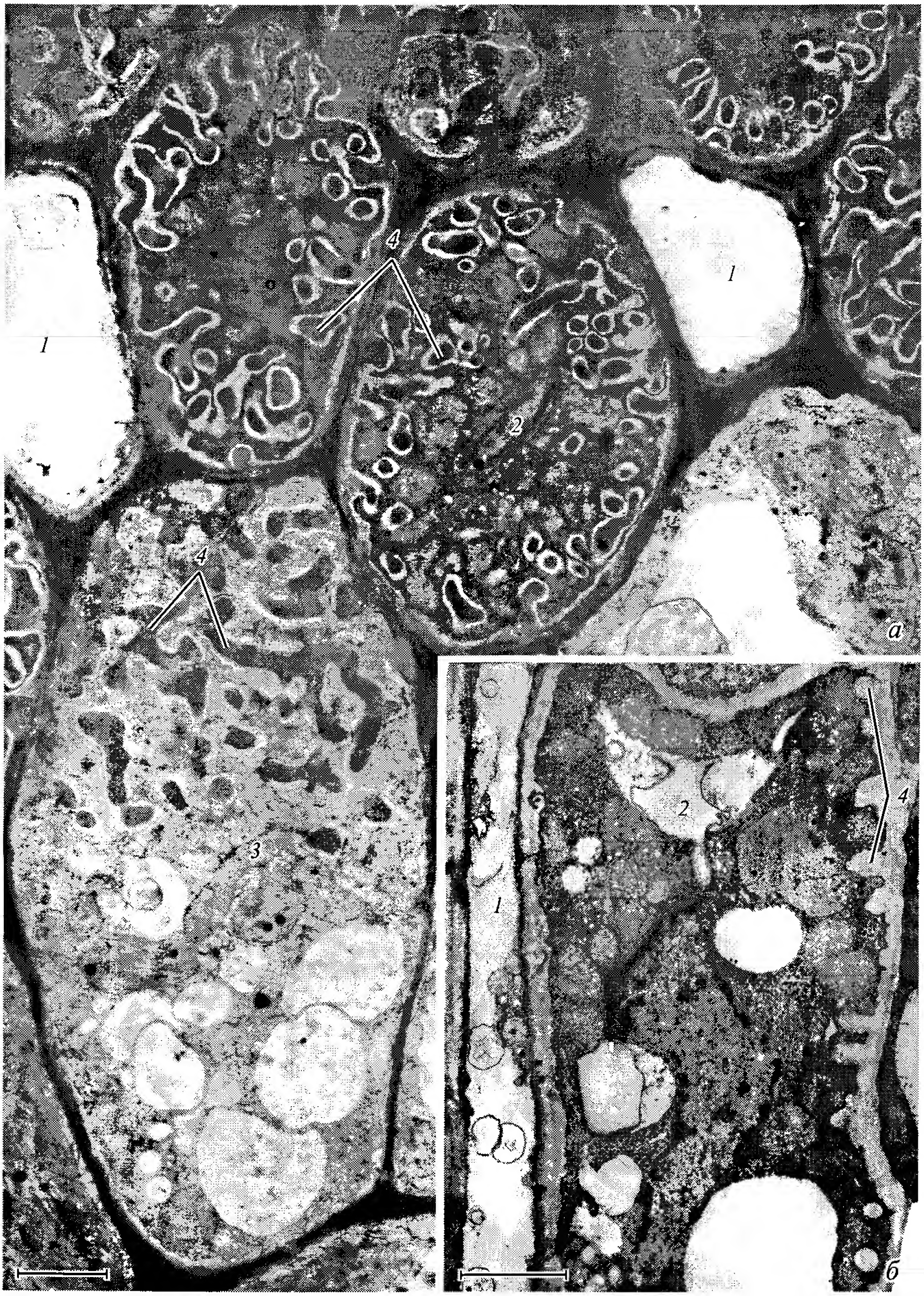


Таблица I. Фрагменты мелкой жилки листа (*а*) и клетки спутника базальной флоэмы нектарника (*б*) *Cirsium arvense*.

1 — ситовидная трубка, *2* — клетка-спутник, *3* — клетка флоэмной паренхимы, *4* — протуберанцы оболочки. Масштабные линейки: *а*, *б* — 1.5 мкм.

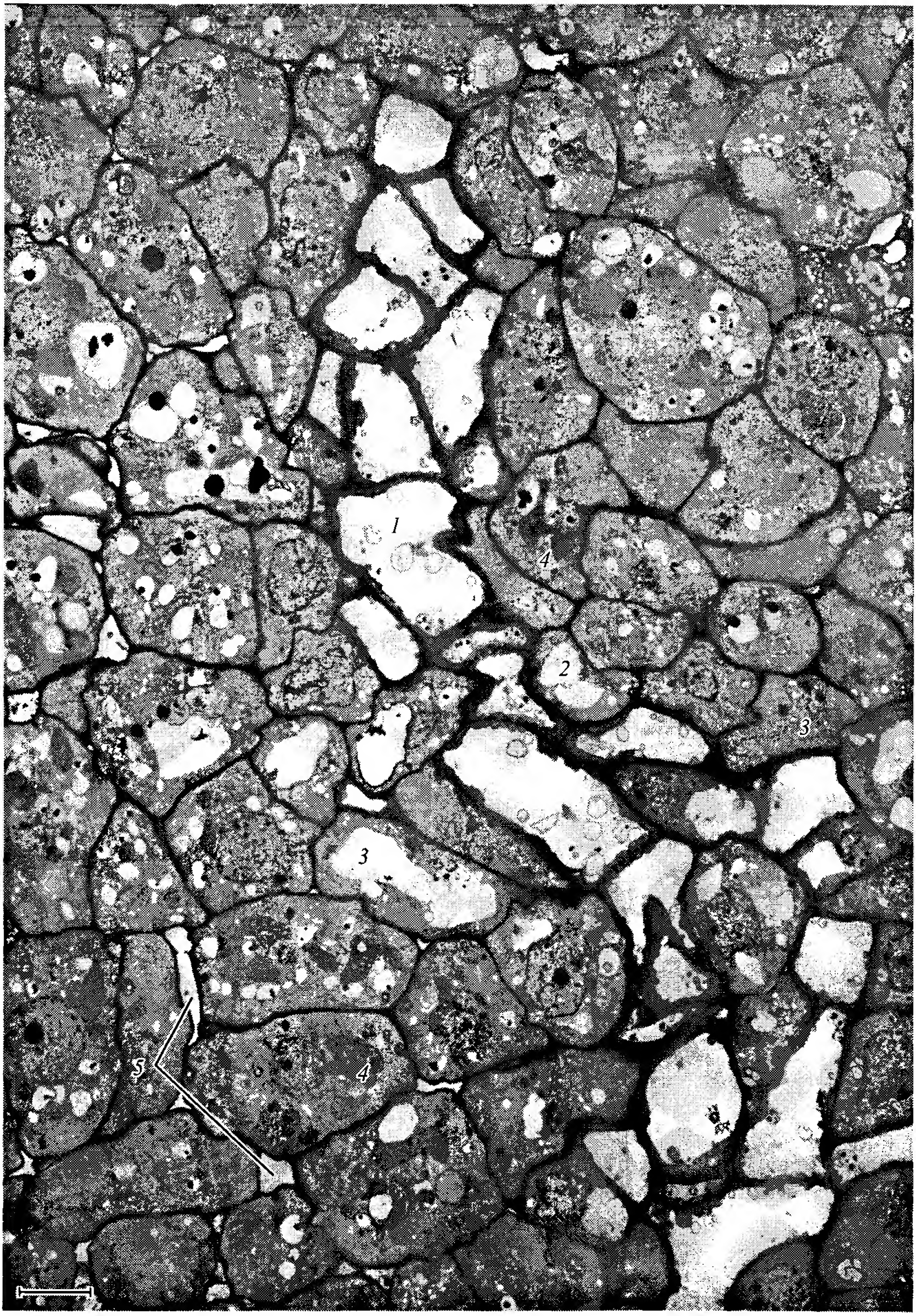


Таблица II. Тяж терминальной флоэмы цветкового нектарника *Cirsium arvense*.

1—3 — обозначения те же, что и в табл. I; *4* — секреторная клетка; *5* — межклетники. Масштабная линейка — 5 мкм.

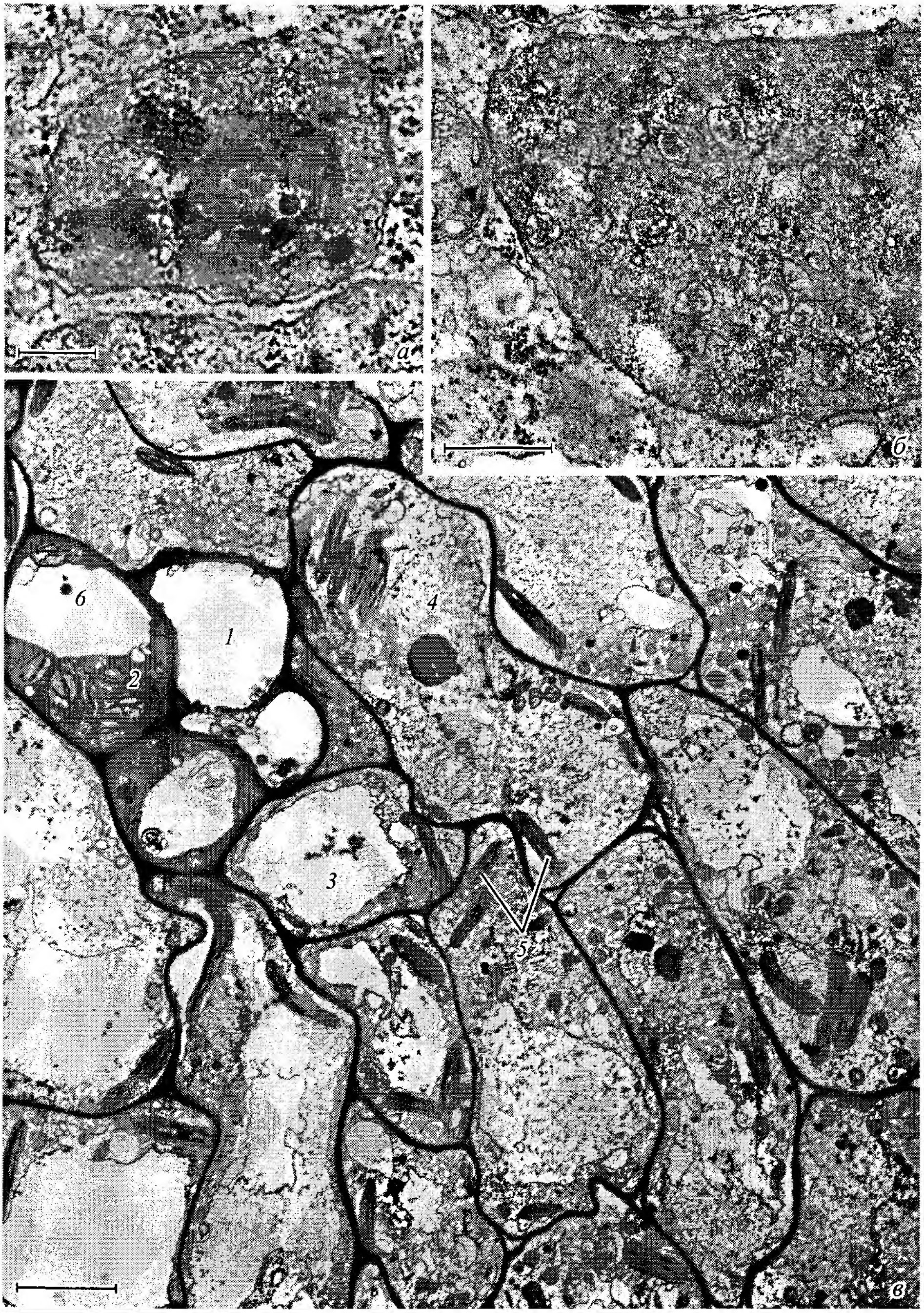


Таблица III. Лейкопласты клетки спутника (*а*) и секреторной клетки (*б*) во флоральном нектарнике *Cirsium arvense*; тяж терминальной флоэмы (*в*) (поперечный срез) в экстрафлоральном нектарнике *Impatiens parviflora*.

1—*3* — обозначения те же, что и в табл. I; *4* — секреторная клетка; *5* — хлоропласты; *6* — вакуоль. Масштабные линейки: *а* — 0.25 мкм, *б* — 0.5, *в* — 5 мкм.

К с. 1544

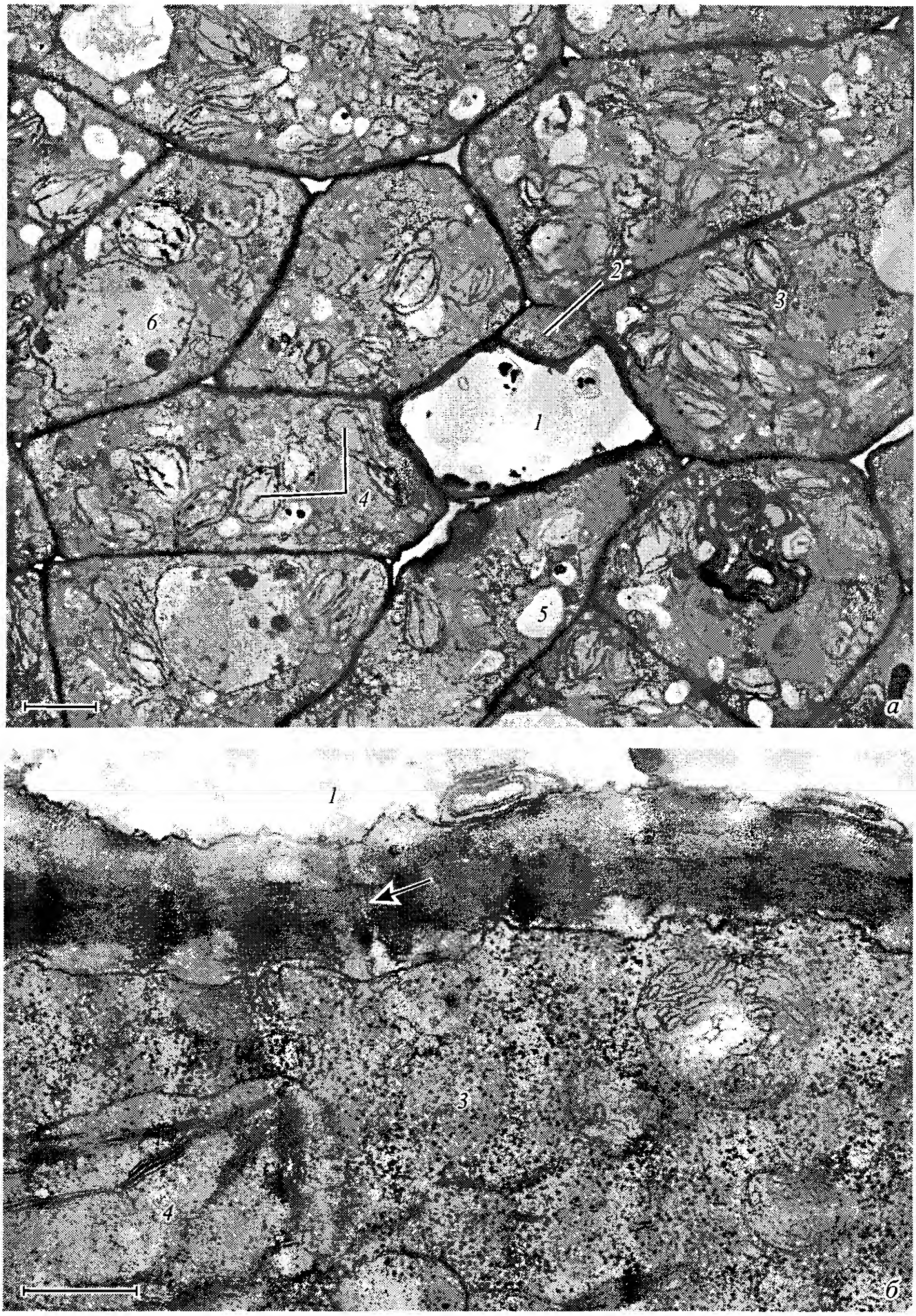


Таблица IV. Тяж терминальной флоэмы (поперечный срез, *а*) и плазмодесма (стрелка) в стенке между ситовидным элементом и секреторной клеткой (*б*) во флоральном нектарнике *Barbarea vulgaris*.

1—2 — обозначения те же, что и в табл. I; *3* — секреторная клетка; *4* — хлоропласты; *5* — вакуоль; *6* — ядро. Масштабные линейки: *а* — 2.5, *б* — 0.5 мкм.

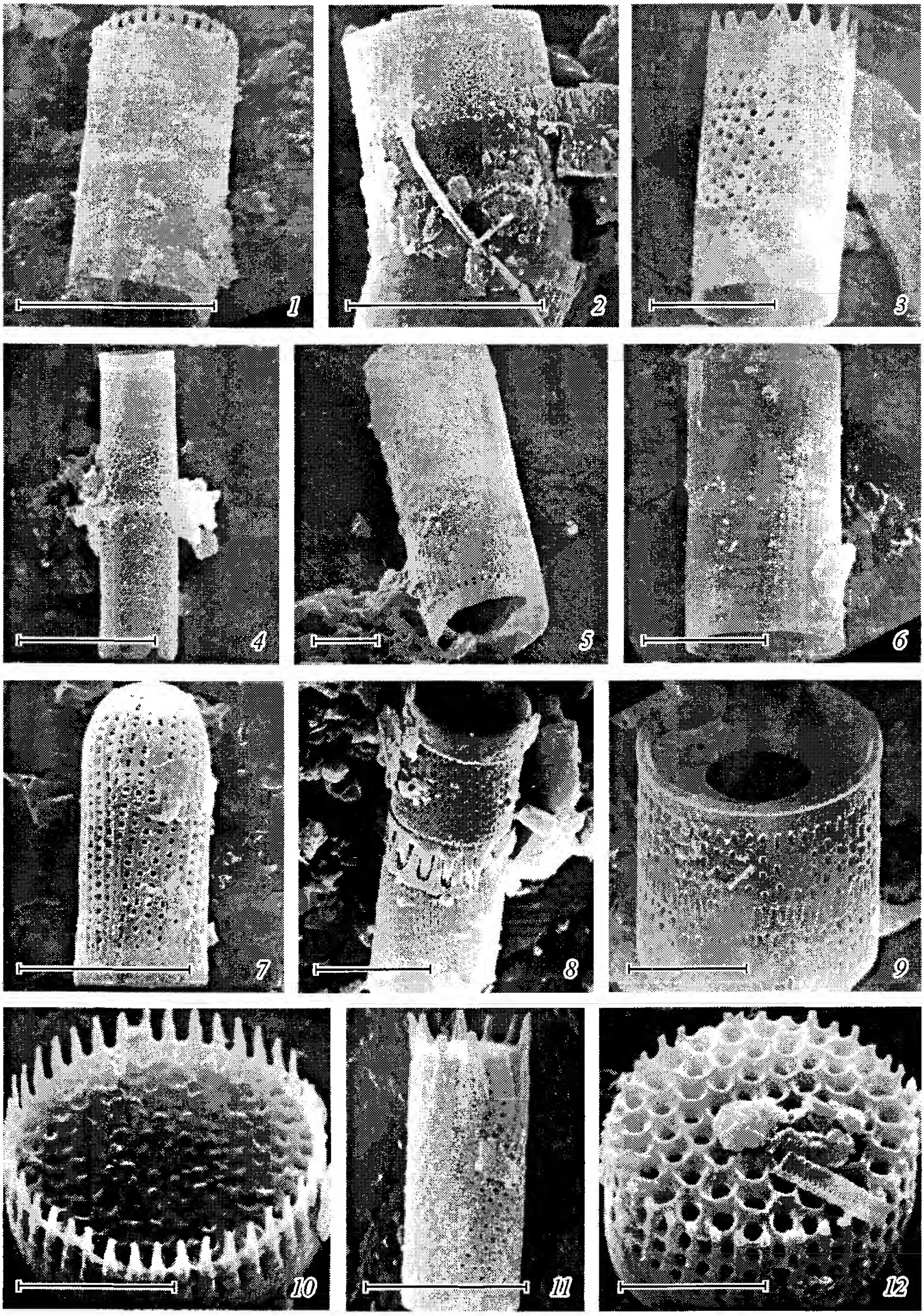


Таблица I. Створки с наружной поверхности (СЭМ).

1, 2 — *Aulacoseira alpigena*; *3, 4* — *A. ambiqua*; *5* — *A. baicalensis*; *6, 7* — *A. islandica*; *8* — *A. italica*; *9* — *A. lirata*; *10* — *A. perglabra*; *11* — *A. subarctica*; *12* — *A. tenella*. Масштабные линейки: *1, 2, 4—9* — 10; *3, 10—12* — 5 мкм.

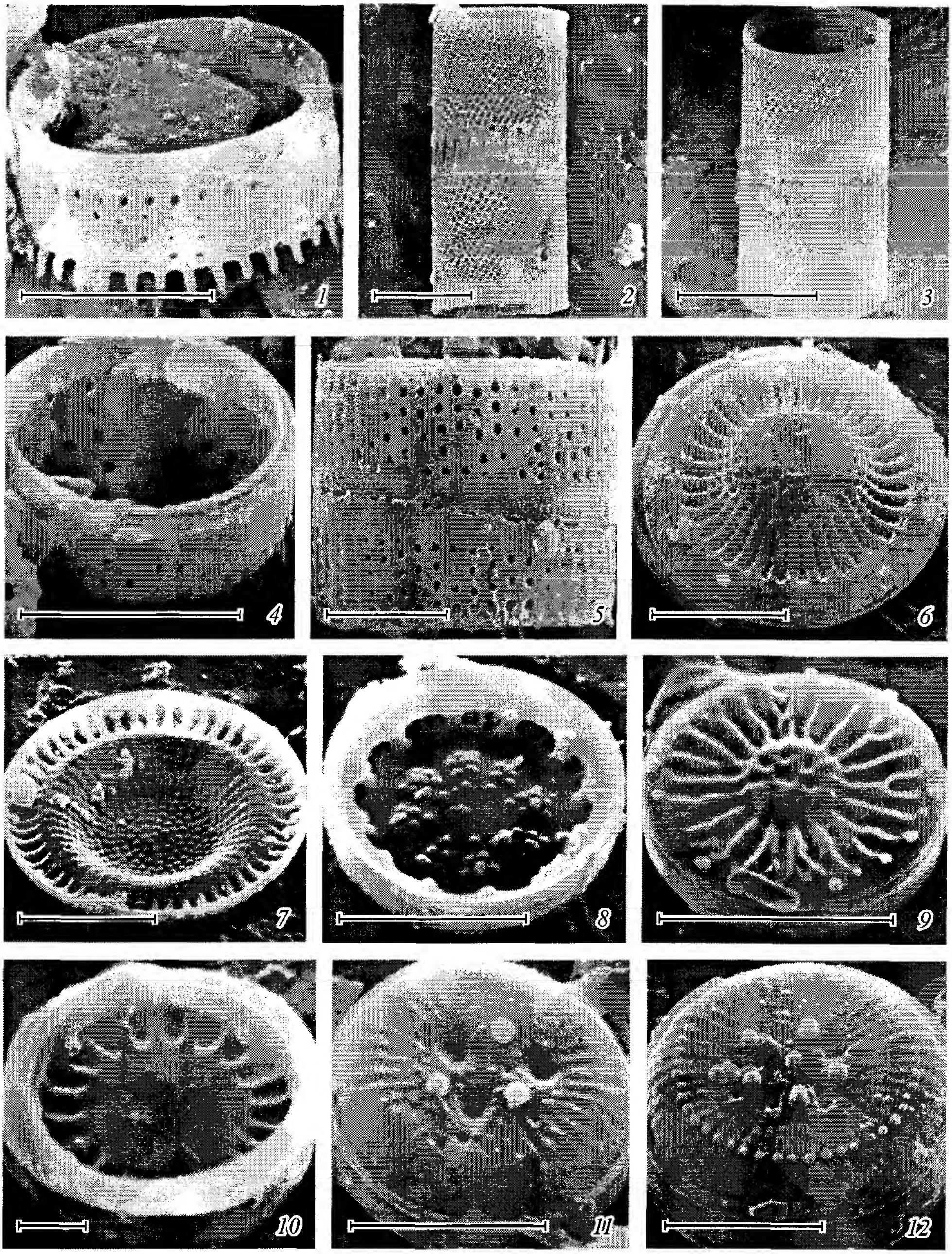


Таблица II. Створки с внешней (*1*—*3*, *5*, *6*, *9*, *11*, *12*) и внутренней (*4*, *7*, *8*, *10*) поверхностей (СЭМ).

1 — *Aulacoseira tethera*; *2* — *A. valida*; *3* — *A. volgensis*; *4* — *Aulacoseira* sp. 1; *5* — *Aulacoseira* sp. 2; *6*, *7* — *Cyclostephanos dubius*; *8* — *Cyclotella antiqua*; *9*, *10* — *C. glomerata*; *11*, *12* — *C. ocellata*. Масштабные линейки: *1*, *4*—*9*, *11*, *12* — 5 мкм; *2*, *3* — 10; *10* — 1 мкм.

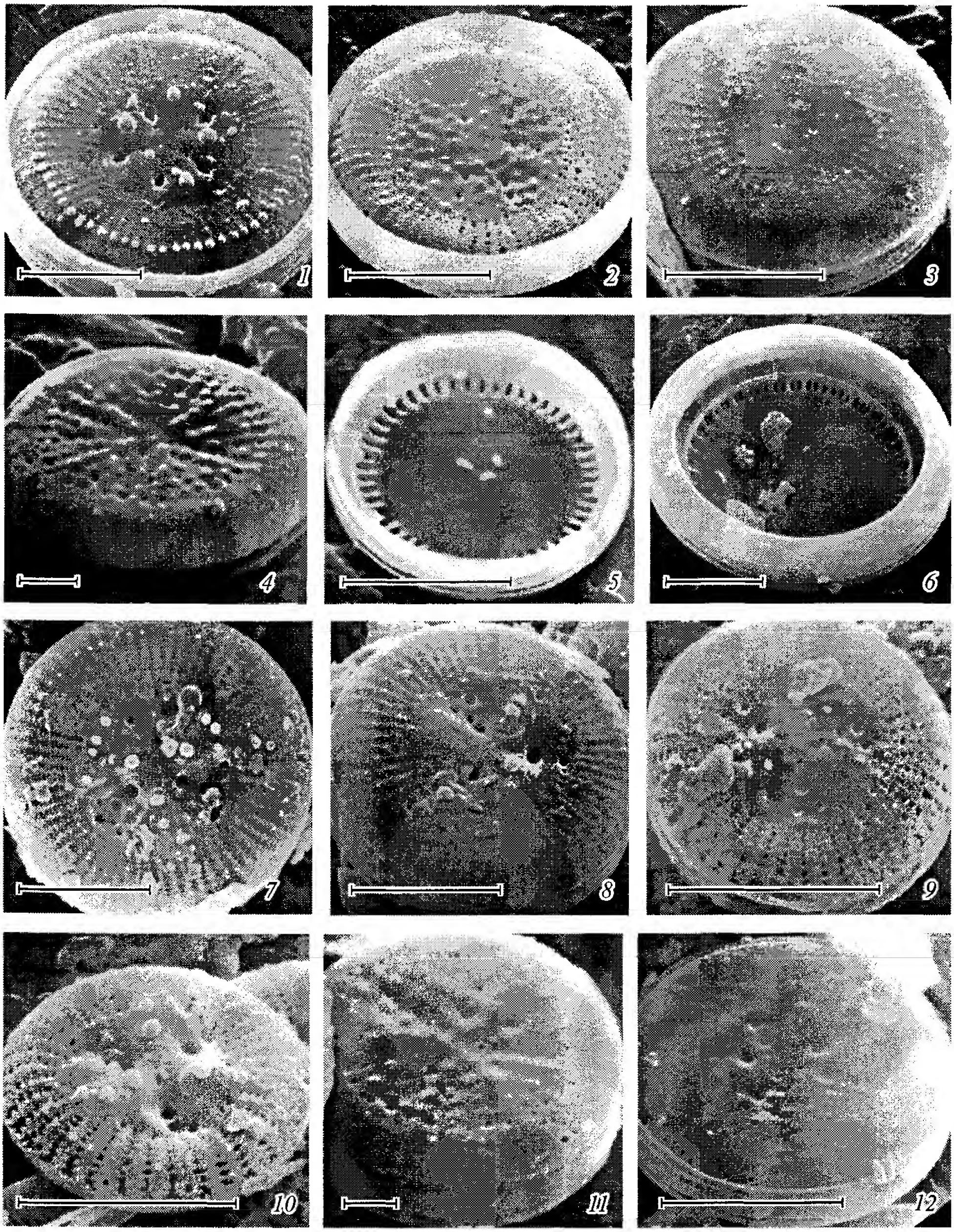


Таблица III. Створки с внешней (*1—4*, *7—12*) и внутренней (*5*, *6*) поверхностей (СЭМ).
1—5 — *Cyclotella ocellata*; *6* — *Cyclotella* cf. *schumannii*; *7—12* — *C. tripartita*. Масштабные линейки: *1—3*, *5*, *7—10*, *12* — 5 мкм; 6—10; *4*, *11* — 1 мкм.

К с. 1593

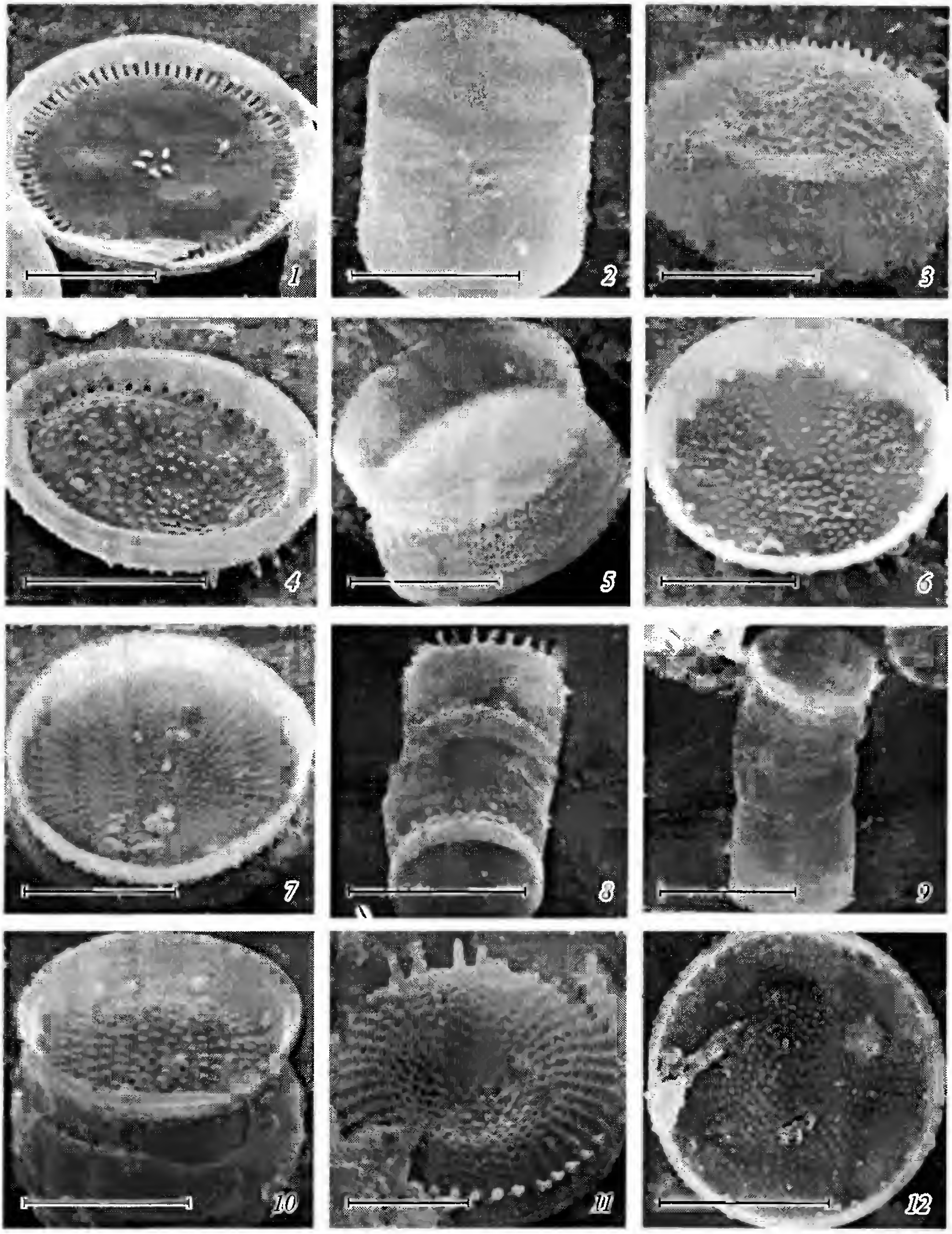


Таблица IV. Створки с внешней (*2*, *3*, *11*) и внутренней (*1*, *4*—*10*, *12*) поверхностей (СЭМ).

1 — *Cyclotella tripartita*; *2* — *Melosira varians*; *3*, *4* — *Pliocaenicus costatus*; *5* — *Stephanodiscus binderanus*; *6* — *S. hantzschii*; *7* — *S. invisitatus*; *8*, *9* — *S. meyerii*; *10* — *S. minutulus*; *11*, *12* — *Stephanodiscus* sp. Масштабные линейки: *1*, *5*—*7*, *11* — 5; *2*—*4*, *8*, *9*, *10*, *12* — 10 мкм.

«Наука»

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2004. Т. 89. № 10)

Стр.

Васильев А. Е., Котеева Н. К. Сравнительный анализ структуры проводящей системы нектарников и мелких жилок листьев. 1. «Апопластматические» виды . . . 1537

Потемкин А. Д., Матвеева Н. В. Печеночники (*Hepaticae*) острова Большевик (архипелаг Северная Земля) . . . 1554

Василевич В. И., Бибикова Т. В. Ельники кисличные Европейской России . . . 1573

СООБЩЕНИЯ

Генкал С. И., Бондаренко Н. А. *Bacillariophyta* планктона горных озер бассейна реки Лены. 1. *Centrophyceae* . . . 1588

Елизарова В. А. Интенсивность потерь биомассы фитопланктона в фотическом слое Рыбинского водохранилища . . . 1597

Малышева Н. В. Лишайники города Пскова. 3. Особенности распределения лишайников на городской территории . . . 1606

Афонина О. М. Дополнения к флоре мхов мыса Челюскин (полуостров Таймыр) . 1612

Дьячкова Т. Ю., Лантратова А. С., Марковская Н. В. Семейство *Orchidaceae* во флоре Карелии . . . 1616

Шауло Д. Н., Артемов И. А. Дополнение к флоре Тувы за последние 20 лет (1984—2003 гг.) . . . 1624

Шибнева И. В. *Liparis kumokiri* (*Orchidaceae*) на Дальнем Востоке России . . . 1633

Дорогина (Агафонова) О. В., Агафонова М. А. Идентификация близкородственных видов *Hedysarum theinum*, *H. neglectum* и *H. austrosibiricum* (*Fabaceae*) с помощью запасных глобулинов семян . . . 1637

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Цвелёв Н. Н. О роде *Polypodium* (*Polypodiaceae*) в Восточной Европе и Северной Азии . . . 1646

Пименов М. Г., Клюйков Е. В. *Hymenidium* (*Umbelliferae*) в Китае и Индии: новые виды, новая комбинация и некоторые коррективы . . . 1652

Беляев Е. А. Новый для флоры России дуб — *Quercus wutaishanica* (*Fagaceae*) из Приморского края . . . 1665

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Стрелков А. А., Стрельникова Н. И. Памяти О. С. Стрелковой (1903—1995) и А. П. Соколовской (1905—1995) . . . 1673

Указатель новых названий растений . . . 1688

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 10. 1537—1688.